Beiblatt zu den Botanischen Jahrbüchern.

Nr. 77.

Band XXXIV. Ausgegeben am 16. August 1904. **Heft 3.**

Die Abtrennung der Hippuridaceen von den Halorrhagaceen.

Von

Anton K. Schindler

Bremen.

Inhalt.

Einleitung.

Zu den interessantesten Familien gehören ohne Zweifel die Halorrhagaceen schon deswegen, weil eine ganze Anzahl kleinerer Gruppen an sie angeschlossen worden sind, welche bezüglich der Verwandtschaft teils zweifelhaft waren, teils heute noch zweifelhaft sind, und welche nach morphologischen und anatomischen Eigenschaften zu den merkwürdigsten gehören, die überhaupt existieren. Vor allem sei hier auf die Gattung *Gunnera* hingewiesen, die in ihrem aufs lebhafteste an die Farne erinnernden Aufbau des Stammes der Gegenstand weitgehender Studien vieler Autoren gewesen ist, und welche sich insbesondere durch die höchst eigenartige Ausbildung ihrer Gefäßbündel von den sonst bekannten Dikotylen-Typen weit entfernt. Schon das Verhältnis der Gattung *Gunnera* zu den übrigen Halorrhagaceen wäre einer genauen Bearbeitung wert gewesen, welche sich an meine Monographie dieser Familie für Englers Pflanzenreich, welche in ungefähr einem halben Jahre erscheinen wird, anzuschließen hat. Mindestens ebenso interessant aber waren die Resultate, welche ich bezüglich der Verwandtschaft der Halorrhagaceen mit der Gattung *Hippuris* gewonnen habe. Indem ich kurz die Resultate meiner Arbeit im Anfang zusammenfasse, stellen sich mir die Verhältnisse so dar, daß die Halorrhagidaceen eine außerordentlich alte Familie sind, von der die Gunnereen ihren Ursprung nehmen. Die letzteren teile ich nicht als

besondere Familie ab, wenn auch die im Nachfolgenden dargestellten Differenzen außerordentlich große sind. Dagegen sehe ich keinerlei Möglichkeit, *Hippuris* bei der Familie zu lassen. Die alten Ansichten über den Eigenwert der Familie der Hippuridaceen habe ich bestätigt gefunden und bin deswegen gezwungen, diese Familie wieder von den Halorrhagidaceen abzutrennen.

---

1. Abschnitt: Halorrhagaceae.

I. Morphologie der Halorrhagaceae.

A. Diagrammatische Verhältnisse der Halorrhagaceae.

1. Normales Diagramm.

Das ausgebildetste und reichste Diagramm ist das für die Familie der Halorrhagaceen typische. Es findet sich bei der großen Mehrzahl der Arten aus der Gattung *Halorrhagis*, sowie bei einer Anzahl der hermaphroditen Blüten der meisten *Myriophyllum*- und einiger *Laurembergia*-Arten.

Dieses vollständige Diagramm ist von Eichler[1]) in seinen Blütendiagrammen beschrieben und für *Halorrhagis erecta* (Murr.) Schindler[2]) abgebildet worden. Dieses typische Diagramm hat folgende Anordnung:

In der Achsel eines Tragblattes steht eine tetramere, sitzende oder gestielte Blüte mit zwei transversalen Vorblättern, die je einen Achselsproß hervorbringen. Der Fruchtknoten ist unterständig und im Receptaculum eingeschlossen, das er ganz ausfüllt. Der Kelch ist orthogonal und klappig, die beiden ersten Kelchblätter stehen median, die beiden folgenden transversal. Mit den Kelchblättern alterniert ein Kreis von rechtskonvolutiven Kronblättern, auf die zwei vierzählige Kreise von Staubgefäßen wieder alternierend folgen. Dabei stehen die Kelchstaubgefäße weiter nach innen als die Kronstaubgefäße, denen die vier Fruchtblätter opponiert sind; die Blüte ist also opdiplostemon. Die Fruchtblätter tragen je eine freie Karinalnarbe auf kurzem Griffel. Jedes Fruchtknotenfach enthält ein ana- und epitropes Ovulum mit innerer Mikropyle.

Über die Ovula selbst, resp. ihre Integumente, sind auffallend verschiedene Angaben in der Literatur vorhanden. So ist z. B. noch in Englers Syllabus[3]) auf Grund der Angaben Petersens, des letzten Bearbeiters dieser Familie, als Charakter der *Halorrhagineae* angegeben, daß die Ovula mit nur einem Integument versehen seien. Ausgedehnte Untersuchungen, die gerade auf diesen Punkt sehr genau eingingen, und welche sämtliche Gattungen in einer großen Anzahl ihrer Spezies betrafen, haben

---

1) Eichler, Blüthendiagramme II. p. 463.

2) dort: *Halorrhagis* (*Cercodia*) *erecta* Murr.

3) Engler, Syllabus der Pflanzenfamilien. 3. Aufl., p. 171.

gezeigt, daß ausnahmslos zwei Integumente vorhanden sind. Diese beiden Integumente unterscheiden sich in ihrer Länge bei den *Halorrhageae* allermeist in der Weise, daß das äußere länger ist als das innere und dasselbe ringförmig an der Spitze umfaßt. Bei den *Gunnereae* dagegen habe ich die von SCHNEGG[1]) gemachten Angaben durchaus bestätigt gefunden. Entgegen den Angaben KELLERMANNS[2]), das zweite Integument erscheine später, erreiche das Mikropylarende nicht und bleibe mehr oder weniger rudimentär, entsteht bei *Gunnera chilensis* Lam. die Anlage des zweiten Integuments bald nach der des ersten und hält im Wachstum mit ihr gleichen Schritt. Da die Fruchtknotenhöhle neben der Eianlage nur sehr wenig Platz läßt, platten sich die Integumente ab und verschmelzen, so daß eine Mikropyle nicht frei bleibt. Bei *Gunnera Hamiltonii* Kirk tritt eine Verwachsung der Integumente, die genügend Raum haben, durch Papillenbildung am Mikropylarende ein. Nicht festzustellen war jedoch, ob bei dieser Art nur ein Integument angelegt war, oder ob eine frühzeitige Verschmelzung von zweien stattgefunden hatte. Das Verhalten von *Gunnera chilensis* Lam. spricht für diese letztere Annahme.

Damit fällt der Unterschied zwischen den *Myrtineae* und den *Halorrhagidineae*, welcher gerade auf die Zahl der Integumente begründet ist, hinweg, und der Anschluß der *Halorrhagaceae* an die *Oenotheraceae* wird ein außerordentlich enger. Doch ist, worauf später hinzuweisen ist, stets das hochwichtige Merkmal des intraxylären Phloems zu berücksichtigen, welches den Halorrhagaceen — auch *Gunnera* — fehlt, den Oenotheraceen dagegen bekanntlich zukommt[3]). Ein wesentlicher Unterschied ist auch die Eineiigkeit der Fruchtknotenfächer der Halorrhagaceen gegenüber den mehreiigen Karpellen der Oenotheraceen.

Dieses Merkmal ist jedoch nicht durchgreifend: richtig beschreibt und zeichnet ASKENASY[4]) bei *Myriophyllum* zwei Anlagen, von denen jedoch in der Regel nur eine zur Ausbildung kommt; das zweite Ovulum legt sich an die obere Karpellwand und verwächst mit dieser. Eine stärkere, wenn auch nicht normale Entwicklung auch der zweiten Anlage ist einmal von HEGELMAIER[5]) bei *Myriophyllum spicatum* L. beobachtet worden.

---

1) SCHNEGG, Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Gunnera*, in: Flora, Bd. 90, Jahrg. 1902, p. 200—202.

2) KELLERMANN, Die Entwicklungsgeschichte der Blüte von *Gunnera chilensis* Lam. Dissertation, Zürich 1881.

3) SOLEREDER, Systematische Anatomie der Dicotyledonen 1899, p. 379.

4) ASKENASY, Botanisch-morphologische Studien. Habilitationsschrift, Heidelberg 1872, p. 38—39 und Fig. 48—50.

5) HEGELMAIER, Über einige Samenknospen. Bot. Zeitung 1870, Nr. 31, p. 491.

2. Abänderungen des normalen Diagramms.

a. Verschiedene Zahlenverhältnisse der vollständigen Cyklen.

Es ist nun interessant und für die Einteilung der Familie von großer Wichtigkeit, die Abänderungen dieses typischen Diagramms innerhalb der Familie zu verfolgen.

Nicht nur die Zahl der Elemente in den Kreisen, sondern auch die Zahl der Kreise selbst ist veränderlich.

Was zunächst die Zahl der Glieder der einzelnen Kreise betrifft, so sind diejenigen Gattungen, resp. Spezies, bei welchen Vierzähligkeit vorhanden ist, oben bereits als typisch genannt. Strikte Dreizähligkeit, unter im übrigen gleichen diagrammatischen Verhältnissen, d. h. gleicher Alternanz von Kelch und Blumenkrone, gleichem obdiplostemonem dreizähligem Androeceum und dreizähligem Gynoeceum, ist vorhanden bei *Halorrhagis Gossei* F. v. M., *H. trigonocarpa* F. v. M., *H. tenuifolia* Benth. und *H. hexandra* F. v. M. Das unpaare Kelchblatt ist dabei dem Tragblatte zugewandt, während die beiden paarigen Kelchblätter nach der Achse zu stehen.

Zweizähligkeit unter den gleichen Bedingungen, d. h. vollkommenes Diagramm mit zweizähligen Kreisen, ist allein bei *Halorrhagis Brownii* (Hook. f.) Schindler, *H. breviloba* Schindler nov. spec. ined. und *Loudonia Behrii* Schlchdl. vorhanden. Diese Zweizähligkeit hat für *H. Brownii* (Hook. f.) Schindler, welcher sich nun auch die *H. breviloba* Schindler anschließt, zur Aufstellung der Gattung *Meionectes* geführt. Diese Gattung hat insofern ein besonderes Interesse, als sie die Veranlassung bot, *Gunnera* den Halorrhagaceen anzuschließen. In Wirklichkeit bietet das zweizählige Diagramm selbstverständlich ebensowenig einen generischen Unterschied gegenüber *Halorrhagis*, wie es das dreizählige *Halorrhagis*-Diagramm tut, auf welches noch niemand in Versuchung kam, ein besonderes Genus zu etablieren. Auch ist die Zweizähligkeit bei *H. Brownii* (Hook. f.) Schindler keineswegs eine absolute und durchgehende, denn ich habe bei dieser Spezies auch eine fast vollkommen dreizählige Blüte gefunden, bei welcher nur zwei Kelchblätter zu halber Höhe mit einander verwachsen waren. Drei Blumenblätter und sechs Staubgefäße in zwei dreizähligen Wirteln, sowie drei Griffel waren typisch ausgebildet. Daneben fanden sich noch zwei Blüten, deren eine zwei Kelchzipfel und drei Griffel, deren andere drei Kelchzipfel und zwei Griffel in normaler Ausbildung aufwies, während ein dritter Griffel durch ein knöpfchenartiges Rudiment angedeutet war. Die Zahl der Blumenblätter und Staubgefäße ließ sich in beiden Fällen nicht mehr nachweisen. Diese Bildungen zeigen, daß hier eine nahe Verwandtschaft mit dreizähligen Formen vorliegt, und zugleich, daß die Abtrennung der Gattung *Meionectes* von *Halorrhagis* zu Unrecht stattgefunden hat.

Ebenso gibt F. v. Müller[1]) für *H. Gossei* F. v. M. gelegentliches Vorkommen von Vierzähligkeit an.

In allen diesen vollständigen und regulären Diagrammen ist, wie oben bemerkt, Obdiplostemonie regelmäßig vorhanden. Dieselbe wurde entwicklungsgeschichtlich von Schumann[2]) bei *Halorrhagis*, *Myriophyllum* und *Laurembergia* und von Askenasy[3]) bei *Myriophyllum verticillatum* L. studiert. Da mir selbst lebendes Material anderer Formenkreise bisher nicht zur Verfügung stand, sei hier auf die Resultate dieser Forscher verwiesen. Dieselben sind bezüglich der Entstehung der einzelnen Blütenteile durchaus nicht in Übereinstimmung: Nach Askenasy sprossen aus dem abgeplatteten, von zwei transversalen Vorblättern begleiteten Primordium zuerst die vier Kelchzipfel hervor. Darauf wird ein alternierender Wirtel von vier Höckern angelegt, die sich aber erst nach der Anlage eines dritten wieder alternierenden Wirtels weiter entwickeln. Aus dem dritten Wirtel gehen die episepalen Staubgefäße hervor, aus dem zweiten entwickeln sich erst nach außen die Kronblätter und dann nach innen die Kronstaubgefäße. Opponiert den zuletzt sich durch Spaltung bildenden Kronstaubgefäßen stehen dann die Fruchtblätter in der nachträglichen Einsenkung des Blütenprimordiums.

Nach Schumann entstehen zuerst die beiden medianen, dann die transversalen Kelchblätter, darauf werden simultan die Kronblätter angelegt, auf welche die vier Kelchstaubgefäße folgen; erst nach ihnen werden dann die Kronstamina angelegt. In die von diesen nicht ganz ausgefüllten Lücken der Kelchstaubgefäße treten auch die vier Karpiden, also unmittelbar den epipetalen Staubblättern opponiert folgend.

An dieser Stelle ist es zweckmäßig, vorgreifend auf die von Schumann[4]) untersuchte Entwicklungsgeschichte der Blüte der zweizähligen *Halorrhagis Brownii* (Hook. f.) Schindler einzugehen: Aus dem von Anfang an etwas quer gestreckten Primordium sproßt nach der Anlage der beiden transversalen Vorblätter zuerst das dem Tragblatt zugewandte Kelchblatt hervor, darauf das nach der Achse zu stehende zweite. In ihren (transversalen) Lücken treten darauf simultan als sehr kleine Anlagen die beiden Kronblätter auf und bald nachher die ihnen opponierten Kronstaubgefäße. »Wenn man nicht genau beobachtet, kann man die Anlage des zweiten der dekussierten Paare (Kronblätter) leicht übersehen; treten dann später die Staubgefäßhöcker auf, so gewinnt man vielleicht den Eindruck, als ob die schmalen äußeren sichelförmigen Säume als Exkreszenz der letzten auf-

---

1) In Trans. et Proc. Roy. Soc. Victoria XXIV (1888) p. 136.

2) Schumann, Blütenmorphologische Studien. Pringsh. Jahrb. XX. (1889). p. 373—374.

3) Askenasy l. c. p. 37—39.

4) Schumann l. c. p. 393—394.

gefaßt werden müßten. Beide scheinen dann aus einem gemeinsamen Primordium hervorgegangen zu sein«. Erst nach der Anlage der Kronstaubgefäße entstehen die Kelchstaubgefäße in der Mediane der Blüten, darauf die beiden transversalen Karpiden.

Von Wichtigkeit ist vor allem, daß aus diesen entwicklungsgeschichtlichen Studien hervorgeht, daß die Obdiplostemonie der Halorrhagaceenblüte tatsächlich eine normale ist. Es ist an diesem Punkte auf die Angabe ENDLICHERS[1]) bezüglich *Loudonia Rhoei* (Endl.) Schldl. hinzuweisen, wo dieser Forscher zwölf Staubgefäße in der durchgehend vierzähligen Blüte dieser Pflanze gesehen haben will, eine Beobachtung, welche noch bei BENTHAM und HOOKER[2]) erwähnt wird. Diese Angabe hatte deswegen ein besonderes Interesse, weil sie die Möglichkeit zu bieten schien, die Obdiplostemonie der Halorrhagaceen nach der ALEXANDER BRAUNschen[3]) Erklärungsweise durch Einschiebung eines weiteren ausnahmsweise bei der *Loudonia Rhoei* (Endl.) Schldl. zur Entwicklung kommenden Kreises zu erklären. Das ist aber nicht möglich. Auch bei der am ENDLICHERschen Original von mir untersuchten *L. Rhoei* (Endl.) Schldl. sind bloß acht Staubgefäße vorhanden; ENDLICHER hatte die aus den Kelchzipfeln herausgelösten Mittelrippen als Filamente angesehen und war dadurch zu der Annahme der Überzahl gekommen. Es bestätigt sich also auch in diesem Falle die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung, welche oben dargestellt wurde, daß die Obdiplostemonie nur auf Grund der Anpassung der Blütenteile an Kontaktverhältnisse bedingt wird und nicht sich durch Ausfall eines Blütenkreises erklärt.

b. Reduktion ohne Änderung der Zahlenverhältnisse.

Als erste und nicht unwichtige Abänderung vom normalen Diagramm sind Reduktionen im Ovar zu betrachten, welche zwar die Zähligkeit der Kreise nicht alterieren, aber doch von bedeutendem systematischem Wert sind.

Bei allen Formen der Halorrhagaceen außer bei *Gunnera* ist das vierzählige Ovar in der Weise gebaut, daß sich die vier Karpiden mit ihren Rändern einschlagen und verwachsen. Während diese Verwachsung der Karpiden unter einander bei *Myriophyllum* eine unvollkommene ist und bei der Fruchtreife häufig wieder gelöst wird, ist sie bei allen anderen Gattungen vollkommen, und zwar besteht das Perikarp bei den anderen Gattungen inkl. *Gunnera* aus einer inneren um die Karpiden herum liegenden Steinzellschicht. Der Mangel dieser gemeinsamen Steinzellschicht ist das einzig durchgreifende Merkmal, das die Gattung *Myriophyllum* von allen übrigen Halorrhagaceen trennt. In der Knospe sind die Karpell-

---

1) ENDLICHER in Ann. Wien. Mus. (1839) p. 210.

2) BENTHAM et HOOKER f., Gen. plant. I. p. 674.

3) cf. EICHLER, Blüthendiagramme I. p. 335.

fächer stets gesondert durch die Ränder der Karpiden, die, außer bei *Myriophyllum*, eine massive Mittelsäule bilden. Diese Sonderung bleibt nun bei einer Anzahl von Arten der Gattung *Halorrhagis* erhalten und läßt dadurch eine vierfächerige viersamige Frucht zur Ausbildung gelangen. Im Gegensatz dazu verschwinden bei anderen *Halorrhagis*-Arten, bei allen *Laurembergia*- und *Loudonia*-Spezies die Scheidewände der Fruchtknotenfächer durch Auflösung während der Blütezeit, wogegen die »Columella« erhalten bleibt, um dann bei der Fruchtreife von dem einen zur Entwicklung kommenden Ovulum bei Seite gedrängt zu werden. In Ausnahmefällen können sich auch mehrere Ovula weiter entwickeln; dann bleibt manchmal auch die Columella in der Frucht zentral erhalten, was stets der Fall ist, wenn überhaupt keine Samen zur Reife gebracht werden. Dies ist besonders bei *Loudonia aurea* Lindl. häufig, tritt aber auch bei *Laurembergia* und verschiedenen *Halorrhagis*-Arten auf.

c. Geschlechterverteilung in den Blütenständen und Änderungen des Diagramms infolge von Diklinie.

Die geringste Abänderung des Diagramms, welche überhaupt denkbar ist, ist die Entstehung dikliner Blüten aus hermaphroditem Grundplan, weil bei der gleichen Spezies je nach dem Geschlecht nur die eine Gattung der Sexualorgane reduziert resp. unterdrückt wird. Diese Verhältnisse würden hier keine besondere Erwähnung und insbesondere keine ausführlichere Behandlung verdienen, wenn nicht in dieser Beziehung bisher keinerlei Klarheit in den gesamten Literaturangaben vorhanden wäre. Ganz allgemein werden für alle Gattungen, mit geringen Ausnahmen, dikline Blüten angegeben, wobei die Angaben der Autoren sich gegenseitig sehr widersprechen.

1* Halorrhageae-Myriophylloideae.

Die Gruppe der *Myriophylloideae* enthält nur die Gattung *Myriophyllum* und ist, wie oben gesagt, durch den Mangel einer allen Karpiden gemeinsamen Steinzellschicht gegenüber den *Halorrhagoideae* und *Gunnereae* ausgezeichnet.

In der gesamten Literatur wird für *Myriophyllum* übereinstimmend der untere Teil des Blütenstandes als weiblich, der mittlere als hermaphrodit, der obere als männlich bezeichnet. Das trifft in dieser Form nicht allgemein zu, es läßt sich ein allmähliches die phylogenetische Entstehung der Formenkreise darstellendes Fortschreiten vom vollständig hermaphroditen Bau der Blüten zu immer stärker ausgeprägter Diklinie erkennen.

Eine der ursprünglichsten Formen ist *Myriophyllum tenellum* Bigel. Bei ihr befindet sich der Blütenstand in der Regel außerhalb des Wassers oder des Schlammes. Mit Ausnahme der untersten, zuerst angelegten sind sämtliche Blüten hermaphrodit und stark proterandrisch. Dadurch ist es leicht

erklärlich, daß gerade die unterste, also erste Blüte eine Reduktion der Korolle und des Androeceums zeigt; sie könnte ihre Staubgefäße überhaupt nicht verwenden, da in ihr selbst das Gynoeceum zurzeit der völligen Entwicklung des Androeceums noch unausgebildet wäre. Die Blumen- und Staubblätter sind nur als sehr kleine Rudimente vorhanden, meist am Herbarmaterial überhaupt kaum nachzuweisen. Alle nachfolgenden Blüten jedoch bilden diese Organe vollständig aus. Eine Ausnahme machen nur solche Exemplare, bei denen der untere Teil der Infloreszenz offenbar vom Wasser bedeckt war; dann sind eine ganze Anzahl der unteren Blüten in der oben angegebenen Weise weiblich ausgebildet, und erst nach ihnen folgen die hermaphroditen.

Jedenfalls geht aus dem Verhalten dieser Art und dem des unten zu besprechenden *Myriophyllum verticillatum* L. hervor, daß das umgebende Medium des Wassers die direkte Ursache für die Unterdrückung der männlichen Geschlechtsorgane und ihrer Schutzhülle, der Korolle, in den Blüten von *Myriophyllum* zu sein pflegt.

Da bei *Myriophyllum tenellum* Bigel. Fruchtstände nicht vorlagen, konnte leider nicht festgestellt werden, ob die obersten Blüten, die zur Zeit der Fruchtreife der untersten noch männlich funktionieren, ihr bis dahin zurückgebliebenes Gynoeceum zur Frucht auszubilden vermögen. Die größte Mehrzahl der hermaphroditen Blüten zeigte an dem vorliegenden Material Anlagen der jungen Früchte, resp. es fanden sich an diesen noch die Reste völlig ausgebildeter Kronblätter und Staubgefäße.

M. laxum Shuttl. ex Chapm. zeigt dieselben Verhältnisse wie *M. tenellum* Bigel.

Bei *M. alterniflorum* P. DC. entstehen zuerst in einem echten oder falschen Wirtel meist drei weibliche Blüten, die in der Jugend deutlich stark reduzierte sehr kleine Kronblätter und nur punktartige Reste von Staubgefäßen erkennen lassen. Darauf folgen manchmal noch einige einzelstehende weibliche Blüten, deren Blumenblätter in einigen Fällen ein klein wenig mehr ausgebildet sind; dann erst treten in dichter Ähre die hermaphroditen, stark proterandrischen Blüten auf, die nach oben hin jedoch in nur männlich funktionierende übergehen. An letzteren kommen die zurückgebliebenen Anlagen des Gynoeceums nicht mehr zur Entwicklung, da diese Blüten bald nach der Öffnung der Antheren abfallen, zur Zeit, wo die untersten Früchte schon reif sind.

Zur Erklärung sei hier auf die nicht nur analogen, sondern wohl identischen Verhältnisse hingewiesen, welche von Goebel[1]) unter dem Kapitel: »Korrelationen« besprochen werden, und welche zeigen, daß die Fruchtentwicklung an den unteren Teilen von Blütenständen die Nichtausbildung oberer Teile desselben Blütenstandes infolge von gesteigertem Nahrungs-

1) Goebel, Organographie der Pflanzen. I. p. 178—179.

verbrauch zu bewirken im stande ist. Andererseits gilt auch für die obersten, also zuletzt entwickelten Blüten Ähnliches wie für die untersten, denn, da zur Zeit der Empfängnisfähigkeit der Narben in den obersten Blüten wegen der Proterandrie kein Pollen mehr vorhanden ist, würden sie ja doch nicht befruchtet werden können.

Nach der anderen Seite schließen sich an das zuerst besprochene *M. tenellum* Bigel. mit alternierenden Blättern die kleinen Sumpf- oder Schlammformen *M. pedunculatum* Hook. f. mit ebenfalls alternierenden, und *M. filiforme* Benth. mit teils alternierenden, teils dekussierten Blättern an. Auch bei diesen Arten scheinen alle (als Hauptsprosse anzusehenden) Blüten mit Ausnahme der untersten hermaphrodit zu sein. Während die alten Früchte zum Teil noch die Reste von ausgebildeten Blumen- und Staubblättern trugen, zeigten die jungen zur Zeit männlich funktionierenden obersten Blüten deutliche etwa zur Hälfte entwickelte Anlagen des Gynoeceums. Zwischen ihnen fanden sich alle Abstufungen dieser Entwicklungen. Andererseits waren andere Individuen bis zur Spitze mit jungen Früchten bedeckt, was auf ein Funktionieren des Gynoeceums in den obersten Blüten schließen läßt.

Bei den bisher behandelten Arten stehen die Blüten einzeln in den Blattachseln; bei *M. filiforme* Benth. dagegen erscheinen in der oberen Region des Blütenstandes gegen Ende der Blüteperiode zwei rein weibliche Blüten aus den Achseln der Vorblätter der hermaphroditen, noch männlich funktionierenden. Diese weiblichen Blüten zeigen keine Rudimente von Kronblättern und Staubgefäßen, sie bestehen also nur aus vier Kelchblättern und vier alternisepalen Karpiden. Eine in gleicher Weise ausgebildete weibliche Blüte steht nach dem Tragblatte zu unter der hermaphroditen, sie ist als absteigend serialer Beisproß des Hauptsprosses zu betrachten.

Hier schließt sich nun *M. glomeratum* Schindler nov. spec. ined. unmittelbar an. In der oberen Region des Blütenstandes ist der Hauptsproß in der Achsel eines Tragblattes männlich. Das Receptaculum ist vorhanden, wie sich aus dem Gefäßbündelverlauf in dem scheinbaren von oben her leicht ausgehöhlten Blütenstiel ergibt, von den Karpiden fehlt jede Spur. In der oben bei *M. filiforme* Benth. geschilderten Weise gruppieren sich um ihn drei weibliche Blüten, die jedoch mit dem Hauptsproß fast gleichaltrig sind. In den unteren Blütenstandsregionen der gleichen Pflanze sind die Verhältnisse einfacher insofern, als hier der Hauptsproß sowohl wie der Beisproß aus je einer blumenblatt- und staubgefäßlosen weiblichen Blüte besteht und beide aus den Vorblättern keine weiteren Auszweigungen mehr zeigen. Es sind dementsprechend hier zwischen Achse und Tragblatt zwei über einander stehende weibliche Blüten vorhanden. Seltener ist bei derselben Spezies in den Achseln der unteren Tragblätter der seriale Beisproß nicht mehr entwickelt, so daß dann nur eine einzige weibliche Blüte in der Achsel steht.

Die Trennung der Geschlechter geht noch weiter bei *M. integrifolium* Hook. f. Hier sind meist nur die beiden obersten Blüten männlich ausgebildet, jedoch mit etwas stärkerem aus dem Receptaculum entstandenem Stiel als bei *M. glomeratum* Schindler nov. spec. ined.; alle anderen Blüten sind weiblich. Wenn auch die Alternation der Blätter noch erhalten bleibt, so zeigt sich doch darin eine Abweichung von dem Verhalten der vorigen Art, daß hier die Blüten wieder einzeln in den Blattachseln stehen.

Dieser Umstand verbindet *M. integrifolium* Hook. f. mit der extremsten *Myriophyllum*-Art, dem *M. Muelleri* Sond. Bei dieser auch in anderer Beziehung außerordentlich interessanten Art schließt der Blütenstand mit einer Anzahl (meist zwei) von männlichen Blüten. Diese haben ein sehr reduziertes stielförmiges, aber deutlich unterständiges Ovar, dessen Karpellfächer aber nicht mehr zu erkennen sind. Der Kelch ist auf vier außerordentlich kleine Höckerchen reduziert, die Blumenblätter und die acht Staubgefäße sind in typischer Weise entwickelt, vier kleine Pünktchen stellen die Rudimente der Narben dar. Diese männlichen Blüten stehen an der Spitze der Zweige und erheben sich über das Wasser. Zweifelhaft ist es mir, ob auch die weiblichen Blüten über die Wasserfläche herausragen. Sie sind insofern äußerlich abweichend gebaut, als bei ihnen weder von Kelch, noch von Blumenblättern, noch auch von Staubgefäßen das geringste Rudiment zu sehen ist. Sie bestehen einzig und allein aus den vier nackten sehr stark entwickelten Karpiden. Nicht zweifelhaft kann es sein, daß zwei schuppenförmige dreispitzige Organe an ihrer Basis mit der Blütenhülle nichts zu tun haben, sondern die Vorblätter dieser Blüte darstellen. Zu beachten ist dabei, daß auch hier die Stellung der Karpiden zu dem Tragblatt und den Vorblättern die durch das normale Diagramm bedingte ist, sie würden also mit dem zu ergänzenden Kelche alternieren.

M. Muelleri Sond. weicht von allen vorher besprochenen offenbaren Sumpf- oder Schlammpflanzen schon dadurch ab, daß es eine typische Wasserform ist und sich anschickt, die Alternation seiner Blätter in quirlige Stellung zu verwandeln. Neben falschen Quirlen kommen auch schon einige echte vor, meist stehen drei Blätter einander genähert, selten genau auf gleicher Höhe.

Wurde oben an *Myriophyllum filiforme* Benth. einerseits das *M. glomeratum* Schindler nov. spec. ined. angeschlossen, so ist andererseits auch *M. intermedium* P. DC. hier anzufügen. In den Achseln der bald alternierenden, bald einander bis zur zwei- bis dreizähligen Quirlstellung genäherten Blätter ist der Hauptsproß eine hermaphrodite kurz gestielte Blüte, deren sämtliche Teile, abgesehen von der proterandrischen Aufblühfolge, voll entwickelt sind. Neben dieser stehen zwei weibliche Blüten als Achselsprosse und vor ihr eine dritte als absteigend serialer Beisproß. Diese weiblichen Blüten zeigen in der Regel keine sichtbaren Rudimente von Korolle und Androeceum.

Bei *M. ambiguum* Nutt., einer Form des niedrigen Wassers oder des Sumpfes, besteht die Abweichung von dem vorigen darin, daß die Achselsprosse der hermaphroditen Blüte nicht mehr entwickelt werden, nur der seriale Beisproß ist als weibliche Blüte unterhalb der hermaphroditen vorhanden. Weiter zeigt sich ein Häufigerwerden der quirligen Blattstellung: Neben dreizähligen Wirteln kommt unregelmäßig verteilt alternierende Stellung vor. Außer den weiblichen Beisprossen sind weibliche Blüten rein nur in den alleruntersten Quirlen vorhanden, die große Mehrzahl der Blüten ist hermaphrodit.

Das sich hier anschließende *M. ussuriense* Maxim. hat wie alle folgenden Arten stets nur je eine Blüte in den Blattachseln. Bei Sumpfformen nähert sich die Geschlechtsverteilung sehr der bei den ursprünglichsten Formen angegebenen: mit Ausnahme der untersten Blüten sind alle anderen vollständig hermaphrodit entwickelt. Bei Wasserformen dagegen ist der ganze submerse Teil des Blütenstandes mit weiblichen Blüten besetzt, und erst weiter oben folgen die männlichen. Die Blätter stehen meist in dreizähligen Quirlen, selten zerstreut.

Alle weiteren Formen sind typische Wasserbewohner, die Blätter sind alle in vier- bis achtzähligen Quirlen angeordnet. An erster Stelle sind hier unsere heimischen Arten *M. verticillatum* L. und *M. spicatum* L. zu nennen.

Bei *M. verticillatum* L. liegen die Verhältnisse bei der Mehrzahl der untersuchten Pflanzen so, daß alle Blüten aus hermaphroditem Grundplan angelegt sind, wie auch von Askenasy[1]) angegeben wird. In den untersten zwei Wirteln macht jedoch die Entwicklung der Blumenkrone und des Androeceums sehr bald halt, und nur das Gynoeceum entwickelt sich weiter, so daß in der ausgebildeten Blüte nur mikroskopisch Rudimente der Petalen und Staubgefäße nachgewiesen werden können. In den nächsten drei oder vier Wirteln findet man weibliche Blüten, deren vier Blumenblätter nur so groß sind, daß sie gerade den sich entwickelnden Narben zum Schutz und zur Deckung dienen können. Von den Staubblättern sieht man nur kleine punktförmige Rudimente bei stärkerer Vergrößerung. Etwa im sechsten Wirtel treten dann zwischen den weiblichen hermaphrodite stark proterandrische Blüten auf; die weiblichen verschwinden meist vom achten Wirtel an völlig. Auch die zuletzt entstehenden sind hermaphrodit angelegt, doch ist hier die Proterandrie sehr stark ausgebildet, so daß es fraglich erscheint, ob die in der Entwicklung noch sehr rückständigen Anlagen des Gynoeceums sich jemals voll ausbilden können. In einer ganzen Anzahl von Fällen sah ich die hermaphroditen Blüten bereits im dritten Wirtel neben den weiblichen auftreten; einige wenige Exemplare waren vom zweiten Wirtel an durchaus hermaphrodit und hatte nur im untersten Wirtel weiblich angelegte, aber verkümmerte Blüten.

---

1) Askenasy l. c. p. 35.

Die Einwirkung des Wassers auf die Staubgefäße, welche oben betont wurde, ist selbstverständlich in noch klarerer Weise für die Ausbildung der fadenartig-zerschlitzten Wasserblätter im Gegensatz zu den Luftblättern maßgebend. Daher erklärt sich, daß auch bei dieser Spezies die Blüten, die in den Achseln von Wasserblättern stehen, niemals hermaphrodit sind; sie zeigen immer den am meisten reduzierten Typus der rein weiblichen. Damit stimmt überein, daß diejenigen Exemplare, bei denen ich nur hermaphrodite Blüten fand, offenbar im Sumpf oder sehr niedrigem Wasser gewachsen waren, da sie keine Wasserblätter, sondern nur die stärkeren gröberen Luftblätter der großen Form zeigten.

Diese abweichenden Exemplare bieten eine Handhabe, um *M. verticillatum* L., und damit alle übrigen, unmittelbar an das oben behandelte *M. ussuriense* Maxim. anzuschließen. Die Weiterentwicklung beruht auf der größeren Blattzahl in den Quirlen und in der successiven Reduktion des einen Geschlechts.

M. spicatum L. hat einen Blütenstand, der mit dem von *M. verticillatum* L. sehr übereinstimmt. Der unterste Quirl zeigt nur verkümmerte weibliche Anlagen; ausgebildete weibliche Blüten nehmen die ganzen Quirle 2 bis 4 ein und kommen im fünften und sechsten zwischen hermaphroditen vor, die von da an allein noch die Achse besetzen. Für die Fertilität des Gynoeceums auch der höheren Blüten spricht der Umstand, daß alte Blütenstände von unten bis fast zur Spitze mit Früchten bedeckt sind.

Die eben geschilderte Geschlechtsverteilung findet man im wesentlichen ebenso bei *M. ternatum* Gaud., *M. verrucosum* Lindl., *M. ovatum* Schindler nov. spec. ined., *M. indicum* Willd., *M. scabratum* Michx., *M. heterophyllum* Michx., *M. tuberculatum* Roxb. und *M. tetrandrum* Roxb.

Ganz eigenartige Verhältnisse fanden sich dagegen bei *M. variifolium* Hook. f. Während bei den eben genannten Wasserformen die Zone der hermaphroditen Blüten den größten Raum des Blütenstandes einnimmt, liegen die Dinge bei *M. variifolium* Hook. f. umgekehrt. Die Untersuchung des sehr reichlichen Materiales ergab folgende Resultate: Die jungen oder wenig aus dem Wasser oder Schlamm hervorstehenden Exemplare zeigten meist nur weibliche Blüten bis zur Spitze hinauf. Nur in seltenen Fällen waren in den oberen Blüten die Petalen ein wenig größer entwickelt, so daß sie den Anschein erwecken konnten, als mache sich eine Tendenz zur Bildung hermaphroditer Blüten geltend. Etwas größere Exemplare mit größeren Blättern zeigten dann an ihrer Spitze eine geringe Anzahl in der hermaphroditen Anlage weiter fortgeschrittener Blüten, deren Gynoeceum jedoch im Gegensatz zu den bisher besprochenen Blüten dieser Art noch sehr reduziert ist, daß von den Narben nur geringe Rudimente zu erkennen sind, und daß das Ovarium zu einem blütenstielartigen Organ wird. Bei sehr großen Exemplaren mit der großen Form der langen, gezähnten oder fiederschnittigen Luftblätter dagegen verschwindet in den oberen Teilen des

Blütenstandes auch noch dies Rudiment des Gynoeceums; die Blüten sind hier also rein männlich. Je weiter man am Stamm nach unten geht, desto mehr zeigt sich zwar das Rudiment des Gynoeceums entwickelt, aber reife Früchte finden sich nur recht selten und dann meist in großer Entfernung von den blühenden männlichen Blüten. Es funktionieren also in diesen Fällen bei vollkommen aus dem Wasser herausragenden Blütenständen auch die anscheinend hermaphroditen Blüten mit geringen Ausnahmen männlich.

Bei *M. brasiliense* Cambess. geht dieser Ausfall der hermaphroditen Blüten noch weiter. Die weiblichen, unteren Blüten sind sitzend oder kurz gestielt und zeigen unten sehr geringe, nach oben allmählich etwas zunehmende Rudimente der Petalen und Staubgefäße. Auf sie folgt meist eine lange Zone, in der überhaupt keine Blüten entwickelt werden, und erst weiter oben treten wieder Blüten auf, diesmal aber rein männliche auf langen Stielen. Das Gynoeceum ist hier zwar angelegt, aber in seiner Dicke kaum vom Blütenstiel zu unterscheiden und zeigt nur ganz oben eine geringe konische Anschwellung. Die Narben sind manchmal nur punktförmig, manchmal jedoch etwas mehr entwickelt, so daß sie sehr jungen Narben der weiblichen Blüten gleichen. Soweit ich beobachten konnte, treten sie nie in Funktion. In einzelnen Fällen folgten auf die weiblichen Blüten direkt die männlichen in der Art, daß in zwei Wirteln männliche, lang gestielte und weibliche, fast sitzende neben einander vorkämen.

2* Halorrhageae-Halorrhagoideae.

Die *Halorrhagoideae* unterscheiden sich, wie oben angegeben, von den *Myriophylloideae* durch das Vorhandensein eines allen Karpellen gemeinsamen Perikarps und nähern sich damit den *Gunnereae.* Diese Gruppe enthält die Gattungen *Halorrhagis* (incl. *Meionectes*), *Loudonia, Laurembergia, Meziella* (Schindler nov. gen. ined.) und *Proserpinaca.* In den Gattungen *Halorrhagis, Loudonia*, *Meziella* und *Proserpinaca* kommt Diklinie überhaupt nicht vor, alle Blüten sind hermaphrodit proterandrisch.

Allen *Serpicula*-Arten dagegen kommen rein weibliche Blüten zu; neben diesen finden sich bei einigen Spezies auch rein männliche, bei anderen hermaphrodite Blüten und manchmal auch Übergänge.

Bei *Laurembergia repens* Berg. ist die Geschlechtsverteilung folgende: In den Achseln der unteren Tragblätter finden sich drei bis sieben sitzende rein weibliche Blüten in sehr verkürzten Doppeldichasien, jede Blüte ist von zwei transversalen Vorblättern begleitet; die oberen Tragblätter führen bei gleicher Anordnung sehr lang gestielte rein männliche Blüten. Die weiblichen Blüten dieser Art zeigen niemals auch nur eine Andeutung der Staubgefäße; daß diese ergänzt werden müssen, geht aus der alternisepalen Stellung der Karpiden zweifellos hervor. Bei den oberen rein männlichen Blüten dagegen ist stets ein Rudiment des Gynoeceums vorhanden, und zwar ist der unterständige Fruchtknoten in seine vier Fächer normal

geteilt. Wie bei den unteren, weiblichen Blüten setzt die Resorption der Scheidewände (*Columella*-Bildung) während der Blütezeit ein, so daß nach Abfall der Kron- und Staubblätter nur noch Reste der Septen zu erkennen sind; die Ovula bleiben fast immer sehr klein, die Griffel dieser männlichen Blüten sind zu kleinen knöpfchenförmigen Rudimenten reduziert. Einmal (leg. Zeyher, Herb. Petrop.) wurde eine männliche Blüte beobachtet, die ein größeres Ovar und fast normale Griffel besaß, deren Narben deutlich papillös waren; die Resorption der Septen war ziemlich vollständig, doch wurden keine Ovula gesehen. Vom Androeceum ist stets nur der episepale Kreis vorhanden, während der epipetale abortiert ist.

Bei *Laurembergia hirsuta* (W. et A.) Schindler liegen die Verhältnisse insofern anders, als hier nur die an sich durch außerordentlich langen Stiel ausgezeichnete erste Endblüte der verkürzten achselständigen Dichasien männlich ausgebildet ist; die Achsen höherer Ordnung dagegen werden von rein weiblichen Blüten beschlossen. Die Ausbildung der Geschlechtsorgane ist bei dieser Art bis auf das Vorhandensein beider Staubgefäßkreise in den männlichen Blüten dieselbe, wie sie oben für *Laurembergia repens* Berg. beschrieben wurde. Ausnahmsweise kann die Reduktion des Gynoeceums in der männlichen Blüte etwas weniger weit gehen, dann sind die Griffel deutlich sichtbar und von normaler Form, wenn auch nicht von normaler Größe und niemals papillös.

Laurembergia indica (Thw.) Schindler stimmt in der Geschlechtsverteilung und im Diagramm durchaus mit *L. hirsuta* (W. et A.) Schindler überein.

L. zeylanica (Arn.) Schindler und *L. brevipes* (W. et A.) Schindler weichen nur in der Geschlechterverteilung von den vorhergehenden beiden Arten ab, bei ihnen bestehen die axillären Blütenstände aus einem männlichen Hauptsproß mit zwei weiblichen Achselsprossen; die Achselsprosse zweiter Ordnung fallen hier aus.

Bei *L. coccinea* (Blume) Schindler sind wiederum auch die Achselsprosse zweiter Ordnung entwickelt, eine Abweichung des Diagramms von dem der vorigen Arten besteht jedoch darin, daß die mittlere langgestielte Blüte, also der Hauptsproß, häufig hermaphrodit, meist jedoch männlich ist. Im ersteren Falle gleicht das Gynoeceum völlig dem der weiblichen Blüten.

L. madagascariensis Schindler nov. gen. ined. und *L. tetrandra* (Schott) Kanitz haben denselben Bau des Blütenstandes wie *L. coccinea* (Blume) Schindler, doch ist dieser besonders bei *L. tetrandra* (Schott) Kanitz meist viel reicher als bei den übrigen Arten, häufig kann man Blütenstände beobachten, die noch Achselsprosse dritter Ordnung voll entfalten. Der Hauptsproß ist stets hermaphrodit und kurz gestielt; sein Diagramm entspricht dem von *L. repens* Berg. durch den Abort des epipetalen Staubgefäßkreises. Die Achselsprosse zweiter Ordnung sind in den wenigblütigen Gruppen in

der Regel rein weiblich, in den reichen Blütenständen dagegen auch von hermaphroditer Anlage auf kurzem Stiel. Bei ihnen sind jedoch Blumen- und Staubblätter in derselben Weise reduziert, wie es bei den *Myriophylloideae* so häufig auftritt.

3* Gunnereae.

Die Unterfamilie der *Gunnereae* enthält nur die Gattung *Gunnera*, die sich durch das den beiden Karpiden gemeinsame Perikarp an die *Halorrhagoideae* anschließt, sich aber durch eine solche Fülle von Merkmalen, die unten genauer besprochen werden sollen, von ihnen unterscheidet, daß diese Unterfamilie, wie bekannt, früher als besondere Familie der *Gunneraceae* angesehen wurde.

Für *Gunnera* ist einem großen Teil der Literatur (Bennet, Blume, Oerstedt, Alph. De Candolle, Bentham & Hooker, Baillon usw.) eine Geschlechterverteilung beschrieben, die der für *Myriophyllum* angegebenen entsprechen soll.

Gunnera chilensis Lam. ist eine der häufigst kultivierten Pflanzen in den botanischen Gärten. Trotzdem wird selbst für diese Art das Vorhandensein männlicher Blüten an den Spitzen der Zweige der Blütenstände behauptet, obgleich schon die Tatsache, daß die fructifizierenden Inflorescenzen bis zur Spitze der Auszweigungen mit Früchten bedeckt sind, ohne weiteres lehrt, daß auch hier das Gynoeceum nicht unterdrückt sein kann.

Wie aus der vergleichenden Betrachtung des Herbarmateriales und der im Halleschen Botanischen Garten kultivierten Exemplare hervorgeht, sind die in Europa gezogenen Pflanzen als verändert anzusehen. Bei allen Blüten legt sich zuerst das Receptaculum mit dem Ovar an und erlangt seine definitive Größe, während die Narben nur erst als kleine Punkte sichtbar sind. Dann entwickeln sich die Petala und Staubgefäße, und erst nach dem Verstäuben des Pollens gelangen die Narben zu ihrer Entwicklung. Im Resultat liegt also auch hier ausgeprägte Proterandrie vor.

Je ungünstiger nun die Lebensbedingungen für die Pflanze sind, desto mehr kommt es zu einer Unterdrückung von Blumenblättern und Staubgefäßen. Bei den Halleschen Exemplaren, die mit Beginn des Frühjahres umgepflanzt waren, entwickelten nur die äußersten Blüten der Partialinflorescenzen ihre Staubgefäße und nur einige von ihnen auch die Petala.

Inflorescenzen, die besonders ungünstig gelegen und völlig beschattet waren, brachten es überhaupt nicht zur Entwicklung von Blumenblättern und Staubgefäßen. Dasselbe gilt, soweit es sich am Herbarmaterial feststellen oder in einzelnen Fällen aus Analogie erschließen läßt, wohl für alle nicht antarktisch-australischen Formen mit Ausnahme von *G. perpensa* L. und *G. macrophylla* Blume. Hierher gehören von den mir vorliegenden die Arten: *G. chilensis* Lam., *G. petaloides* Gaud., *G. velutina* Spruce, *G. bracteata* Benn., *G. manicata* Linden, *G. Berteroi* Phil., *G. glabra*

Phil., *G. insignis* (Oerst.) A. DC. und *G. commutata* Blume. Die zweifellos zu derselben Gruppe gehörigen Arten *G. peltata* Phil. und *G. brephogea* Linden habe ich bisher noch nicht gesehen.

Bei oberflächlicher Betrachtung der Blütenstände etwa in der Mitte der Blüteperiode kann man recht wohl zu dem Eindruck kommen, der in der genannten Literatur wiedergegeben ist, daß nicht nur im allgemeinen die ganzen Blütenstände, sondern auch die einzelnen Ähren, also die Partialinflorescenzen, unten weibliche und oben männliche Blüten trügen, während die dazwischen liegende Zone von hermaphroditen Blüten eingenommen sei. Obwohl mir, außer von *Gunnera chilensis* Lam., keine einzige lebende Blüte zur Verfügung stand, sondern nur Herbarmaterial, konnte ich doch mit voller Bestimmtheit feststellen, daß bei *Gunnera chilensis* Lam., *G. petaloidea* Gaud., *G. velutina* Spruce und *G. bracteata* Benn. Hermaphroditismus mit ausgesprochener Proterandrie vorliegt. An vielen Exemplaren trugen die Blüten und jungen Früchte bis tief hinab an der Inflorescenz noch die entleerten Staubgefäße, ja bei einer der *G. chilensis* Lam. sehr nahe stehenden Form aus Chile, deren genaue systematische Stellung hier nicht erörtert werden kann, fand ich sogar an einer etwa 50 cm langen Inflorescenz noch an den unteren Blüten der untersten Ähren vereinzelt die Staubgefäße auf den jungen Früchten, zwischen ihnen in voller Entwicklung oder schon verwelkt (offenbar vor dem Einlegen der Pflanze, da an jüngeren Blüten die Narben nach dem Aufkochen ein frischeres Aussehen und eine weniger weit gehende Selbstzerstörung der schleimabsondernden Papillen zeigten) die beiden Narben. An der großen Mehrzahl der älteren Blüten und der jungen Früchte aller dieser Spezies kann man noch lange nach dem Abfallen der Staubgefäße die Insertionsstellen der starken Filamente sehen, die wie flache Schüsseln in das fleischige Receptaculum eingesenkt sind.

Über *G. manicata* Linden liegen Untersuchungen von Jonas[1]) vor, die nach der Ansicht des Verfassers gerade die entgegengesetzten Verhältnisse ergeben. Wenn man aber die Jonassche Arbeit genau durchsieht, so muß man an der Hand der darin angegebenen Beobachtungen zu dem Schlusse kommen, daß tatsächlich keine Diklinie vorliegt. Jonas schreibt wörtlich (S. 14): »*G. manicata* ist gynomonöcisch, d. h. es finden sich auf demselben Stock zwitterige und weibliche Blüten. Bei den beiden vorjährigen Inflorescenzen war die sexuelle Verteilung folgende: die zuerst entwickelte Inflorescenz besaß zwitterige und weibliche Blüten, die spätere, welche längere Zeit als die erste blühte, aber steril blieb, nur weibliche.«

»Dieselbe Erscheinung konnte ich auch im Sommer 1892 beobachten, indem an einem Kopfe, zur Zeit, als die erste Inflorescenz abgeblüht war, eine zweite rein weibliche erschien.«

---

1) Jonas l. c.

»Die Angabe Eichlers, welche sich auf *G. macrophylla* stützt, sowie Baillons, daß im Falle der Monoecie die weiblichen Blüten an dem unteren Teile der Gesamtinflorescenz zu finden sind, deckt sich nicht mit den von mir an *G. manicata* angestellten Untersuchungen, da hier die weiblichen Blüten den oberen Teil der Ähre einnehmen. Von *G. cordifolia* beschreibt de Candolle eine unserer *Gunnera* gleiche Erscheinung. (Flores fem. in capitulum condensati.)«

Das Auftreten der zweiten »rein weiblichen« Inflorescenz ist ein ganz unwesentlicher Nebenumstand; diese Erscheinung erklärt sich zwanglos aus der Erschöpfung der Pflanze durch die Ausbildung der Früchte der ersten Inflorescenz[1]). Die scheinbare Bekräftigung der Jonasschen Ansicht durch eine Beobachtung von De Candolle kommt aber nur dadurch zu stande, daß Jonas De Candolles Meinung ganz falsch verstanden hat; denn hätte er nur den Satz auf S. 599, dessen Anfang er zitiert, aufmerksam zu Ende gelesen, so wäre er bald eines Besseren belehrt worden. Die betreffende Stelle heißt dort: »Flores fem. in capitulum condensati, aut interdum basi spicae masc. sparsi.« Es geht daraus ganz unzweideutig hervor, daß die weiblichen Blüten die Basis des Gesamtblütenstandes einnehmen, wenn sie mit den männlichen zusammen vorkommen. Dasselbe geht aus dem Verhalten derjenigen Arten hervor, die der *G. cordifolia* Hook. f. nächst verwandt sind und von mir z. T. in reichlichen Exemplaren untersucht werden konnten, während von der *G. cordifolia* Hook. f. in sämtlichem mir vorliegendem Material nur männliche Blüten vorhanden sind.

Jonas fährt dann fort (S. 15): »Die weiblichen Blüten im oberen Teile der Gesamtinflorescenz kommen dadurch zu stande, daß die Stamina frühzeitig abfallen; doch nehmen die so entstandenen weiblichen Blüten nicht die ganzen oberen Ährchen ein, vielmehr behält die Spitze stets die zwitterigen Blüten. Es herrscht also hierbei gerade das umgekehrte Verhältnis wie am Gesamtblütenstand. Dieses Verhalten gibt auch Kellermann bei *G. chilensis* an; doch vermisse ich bei ihm sowohl als bei Merker Angaben über die sexuelle Verteilung am Gesamtblütenstand.«

Wie Jonas von weiblichen Blüten sprechen kann, wenn er selbst sagt, Staubgefäße seien vorhanden, ist unverständlich. Zwar entwickelt sich die Terminalblüte der Partialinflorescenzen zuerst und verliert also auch bei der herrschenden Proterandrie zuerst die Stamina und Petala, im übrigen ist jedoch auch die Aufblühfolge an den Partialinflorescenzen akropetal, was man auch ohne Untersuchung an der lebenden Pflanze aus den beiden Umständen entnehmen kann, daß erstens Merker angibt, sämtliche von ihm untersuchte Blüten von *G. macrophylla* Bl. seien hermaphrodit gewesen[2]) — wodurch auch Jonas' Vorwurf gegen Merker als unberechtigt erwiesen

---

1) Goebel, Organographie der Pflanzen I. p. 178—179.

2) P. Merker, *Gunnera macrophylla* Bl. in: Flora, 72. Jahrg. 1889, p. 212.

ist —, und daß zweitens an nicht zu weit abgeblühtem Herbarmaterial stets die Beobachtung zu machen ist, daß die untersten Blüten der Partialinflorescenz zuerst Petala und Stamina verlieren und die Narben ausbilden, während zur selben Zeit die oberen Blüten noch männlich funktionieren und zwischen den Antheren auf dem meist völlig entwickelten Fruchtknoten die noch nicht konzeptionsfähigen und noch nicht verlängerten Narben tragen.

Andererseits stützt sich mein Widerspruch gegen die Angaben der älteren Literatur über das Vorkommen rein männlicher Blüten an den Spitzen der Haupt- und Nebenachsen der Inflorescenz mit auf die obige Beobachtung von Jonas und auf die Angabe[1]), daß »die Spitze der Gesamtinflorescenz« »nur zwittrige Blüten« trage.

Für *G. Berteroi* Phil., *G. glabra* Phil., *G. insignis* (Oerst.) A. DC. und *G. commutata* Blume sind die gleichen Verhältnisse nur per analogiam zu erschließen, was besonders durch den schon oben für *G. chilensis* Lam. angeführten Umstand unterstützt wird, daß die Fruchtstände (ich sah bei diesen vier Arten und bei der eben behandelten *G. manicata* Linden nur solche) häufig bis an die äußersten Spitzen der Spindel und der Seitenähren mit Früchten bedeckt sind, während doch eben die Spitzen von männlichen Blüten eingenommen werden sollen. Auch um unvollständige Reduktion des Gynoeceums kann es sich hier wohl kaum handeln, da die obersten Früchte sich in nichts von den übrigen unterscheiden. In manchen Fällen sind ja allerdings die Spitzen der Spindel und der Seitenähren nicht mit Früchten besetzt; das geht aber meist nicht durch die Gesamtheit der Zweige oder auch der Exemplare durch, es erklärt sich leicht einesteils durch die schon oben angezogene Korrelation, andererseits durch Zerstörung des Herbarmateriales; auch sind lokale Ursachen, welche häufig Teile einer Inflorescenz nicht zur Entwicklung kommen lassen, klarerweise hier nicht auszuschließen.

Andere Verhältnisse zeigen die beiden Arten *G. perpensa* L. und *G. macrophylla* Blume, deren erste an den Flüssen Südafrikas und Zentralmadagaskars, die zweite auf Java heimisch ist. Hier finden wir eine deutliche Trennung der Zonen, in denen hermaphrodite und weibliche Blüten allein vorkommen. Bei beiden Arten kann man schon an den ganz jungen Inflorescenzen erkennen, daß nur die Ähren der oberen Hälfte mit hermaphroditen Blüten besetzt sind. Die Blüten der unteren Ähren legen Petala und Stamina gar nicht mehr an, auch nicht an den Enden der Partialinflorescenzen. Die Blüten der oberen Ähren dagegen tragen sämtlich Stamina und, wie es scheint, auch Petala, wenn auch diese letzteren am Herbarmaterial nicht immer mehr nachzuweisen waren. Bei beiden Arten sind die ganzen Inflorescenzen viel lockerer als bei den oben genannten süd-

---

1) Jonas l. c. p. 15.

amerikanischen Arten und ihren Verwandten; bei *G. macrophylla* Blume sind außerdem die oberen Ähren viel länger als die unteren weiblichen, so daß schon beim ersten Anblick der Inflorescenz der Unterschied in der Länge der Partialinflorescenzen in die Augen fällt[1]). Daß die Blüten der oberen Ähren Früchte ansetzen, beweist ihren Hermaphroditismus, ob dagegen diese Früchte auch keimfähige Samen enthalten, ist nach den Befunden am trockenen Material zweifelhaft. Erwähnt sei noch, daß manchmal auch die Endblüten der obersten kurzen (sonst weiblichen) Ähren Staubgefäße und Kronblätter tragen, damit also einen vermittelnden Übergang bilden.

Vielleicht könnte man die Verschiedenheit in der Geschlechterverteilung bei den sonst nahe verwandten Formengruppen aus der klimatischen Verschiedenheit der Heimatsländer erklären. Die südamerikanischen *Gunnera*-Arten, die in ihrer großen Mehrzahl auf den Anden in ziemlich bedeutender Höhe vorkommen, haben stets eine genügend bewegte Luft, um den Pollen zuerst aus den dichten Inflorescenzen heraus und dann vor den später blühenden Endblüten in die dichten Stände hinein gelangen zu lassen.

Bei *G. perpensa* L. und *G. macrophylla* Blume dagegen kann in der stillen Luft der regenreichen Flußtäler und Waldungen der Blütenstaub viel günstiger verbreitet werden, wenn die Staub erzeugenden Blüten sich an der Spitze der Gesamtinflorescenz in lockeren Verbänden vorfinden, als dies z. B. bei *G. chilensis* Lam. der Fall ist. Für das Auffangen des Pollens sorgen dann schon die dichten Stände der weiblichen Blüten.

Bei den gleich zu behandelnden antarktischen Formen dürfte die dort auftretende echte Diklinie wohl mehr auf Wachstumskorrelationen resp. Materialersparnis bei den meist kleinen Formen zurückzuführen sein.

Bei den antarktisch-australischen Formen: *G. monoica* Raoul, *G. microcarpa* Kirk, *G. cordifolia* Hook. f., *G. Hamiltonii* Kirk, *G. arenaria* Cheesem., *G. Meziana* Schindler nov. spec. ined., *G. densiflora* Hook. f., *G. magellanica* Lam. und *G. lobata* Hook. f. liegt in der Regel ausgeprägte Diklinie vor (nur bei *G. densiflora* Hook. f. finden sich meist eine bis zwei hermaphrodite Blüten zwischen den weiblichen und männlichen). Dasselbe soll der Fall sein bei den Arten dieses Formenkreises, die ich bisher noch nicht oder nur in unvollkommenen und zweifelhaften Exemplaren gesehen habe: *G. dentata* Kirk, *G. prorepens* Hook. f., *G. strigosa* Colenso, *G. flavida* Colenso und *G. mixta* Kirk (hier wie bei *G. densiflora* Hook. f.).

Das Diagramm der *Gunnereae* und seine Anlehnung an dasjenige der *Halorrhageae* wird unten besprochen werden. Hier sei darauf hingewiesen, daß gerade bei der Gattung *Gunnera* am genauesten die geschlechtlich verschiedene Ausbildung von Blüten bei einer ganzen Anzahl

1) Schnitzlein, Icones II. t. 99**.

der niedrigen antarktischen Formen bekannt ist. Schon der Speziesname *G. monoica* Raoul besagt, daß hier zwei verschiedene Blütenarten in demselben Blütenstand vereinigt sind, nämlich die weiblichen unten und die männlichen oben. Ganz ähnliche Verhältnisse liegen bei *G. microcarpa* Kirk vor. Während die weiblichen Blüten in kurzen traubigen Partialinfloreseenzen bis zu fünf vereinigt zerstreut an der Hauptachse des Blütenstandes stehen, finden sich die männlichen Blüten einzeln am oberen Teil der Spindel. Folgen bei *G. microcarpa* Kirk die männlichen Blüten unmittelbar auf die weiblichen, so zeigt sich dagegen bei *G.. Meziana* Schindler nov. spec. ined. ein langer freier Zwischenraum zwischen der konischen zusammengezogenen Rispe der weiblichen und der schlanken auseinander gezogenen Traube der männlichen Blüten. Bisweilen finden sich bei dieser Art auch männliche und weibliche Blüten auf gesonderten Blütenständen. Ganz dasselbe soll für *G. cordifolia* Hook. f. der Fall sein[1]), nämlich daß männliche und weibliche Blüten sowohl auf demselben wie auch auf gesonderten Blütenständen vorkommen. Außerdem wird aber auch angegeben, daß bisweilen die einzelnen Geschlechter auf verschiedene Individuen verteilt seien, daß also die Art dioecisch sei. Mir sind bisher nur Exemplare mit dieser dioecischen Geschlechterverteilung zu Gesicht gekommen, und zwar nur solche mit rein männlichen Infloreseenzen. Ich habe aber keine Veranlassung, an den Angaben De Candolles zu zweifeln; demnach bilden *G. cordifolia* Hook. f. einerseits und *G. densiflora* Hook. f. und *G. mixta* Kirk andererseits die Verbindung der monoecischen und dioecischen Formen dieser antarktisch-australischen *Gunnera*-Gruppe.

Alle anderen antarktischen Arten von *Gunnera* sind, soweit bis jetzt bekannt ist, dioecisch. Ich berufe mich hier in Bezug auf die Spezies *G. arenaria* Cheesem. und *G. Hamiltonii* Kirk auf die Angabe von Schnegg[2]), dessen Material mir durch die Freundlichkeit des Herrn Professor Dr. Goebel zugänglich gemacht wurde. Die als *G. dentata* Kirk bezeichneten Exemplare Schneggs dürften teils zu *G. monoica* Raoul, teils zu *G. microcarpa* Kirk gehören, was bei dem Fehlen der Blüten nicht zu entscheiden ist. Leider ist das (Alkohol-) Material zum Teil sehr abpräpariert, so daß unversehrte Blütenstände kaum mehr vorhanden sind, was um so bedauerlicher ist, als Schnegg nur sehr kärgliche und ungenügende Notizen darüber gibt, und eine sichere Identifizierung der von Schnegg untersuchten Spezies mit einer Reihe von Arten aus den meinen Untersuchungen zu Grunde liegenden Herbarien nicht möglich ist, bevor mir nicht die in Kew, Paris und dem Prodromus-Herbar aufbewahrten Spezies zugänglich gewesen sein werden.

Blüten beiderlei Geschlechts sah ich von *G. magellanica* Lam., *G.*

---

1) DC., Prodr. XVI. 2. p. 599.

2) Schnegg l. c. p. 196.

monoica Raoul, *G. microcarpa* Kirk, *G. densiflora* Hook. f., *G. Meziana* Schindler nov. spec. ined., *G. arenaria* Cheesem. und *G. Hamiltonii* Kirk. Bei den vier ersten Arten sind die weiblichen Blütenstände stets aus traubigen Partialinflorescenzen zusammengesetzt und mehr oder weniger gedrängt. Die männlichen Blütenstände sind bei *G. magellanica* Lam. nach demselben Schema gebaut wie die weiblichen, bei den anderen jedoch sind es einfache schlanke Trauben. Diese Blütenstandsform liegt für *G. Hamiltonii* Kirk in beiden Geschlechtern vor. Ich muß hier bemerken, daß Schnegg angibt, er habe von *G. Hamiltonii* Kirk nur weibliche Pflanzen gesehen. Bei der Untersuchung eben desselben Materials von *G. Hamiltonii* Kirk fand ich zwar außer einem jugendlichen weiblichen Blütenstand etwa ein halbes Dutzend abgelöster weiblicher Blüten, außerdem aber zwei vollständige männliche Blütenstände, aber leider auch ohne Konnex mit einer ganzen Pflanze. Auf Schneggs Beschreibung der männlichen Blüten von *G. arenaria* Cheesem. komme ich bei der Besprechung des Diagramms der *Gunnereae* zurück.

Von *G. lobata* Hook. f., die allgemein als dioecisch angegeben wird, habe ich nur ein rein männliches und eine Anzahl steriler Exemplare gesehen. An dem schlanken aufrechten Schaft stehen an seiner oberen Hälfte die männlichen Blüten in einer lockeren Ähre. Von den übrigen beiden Arten *G. dentata* Kirk und *G. prorepens* Hook. f. lagen nur Exemplare mit rein weiblichen Inflorescenzen vor, die sich nicht wesentlich von den weiblichen Blütenständen der *G. Hamiltonii* Kirk unterscheiden.

Die durch Geschlechterverteilung bedingten Reduktionen des *Gunnera*-Diagramms können erst unten, wenn der überhaupt durch Reduktion von dem normalen Halorrhagidaceen-Diagramm abgeleitete Blütenbau von *Gunnera* besprochen sein wird, behandelt werden.

d. Verarmung des Diagramms hermaphroditer Blüten.

1* Halorrhageae.

Der erste Schritt zur Verarmung des Diagramms liegt in Reduktionen von Gliedern vor, welche nur als kleine Rudimente, aber stets mit vollkommener Sicherheit noch nachgewiesen werden können.

Entgegen sämtlichen Angaben in der bisherigen Literatur, welche die stärkste diagrammatische Reduktion bei *Proserpinaca* behaupten, in der Weise, daß bei dieser Gattung auf den dreizähligen Kelch direkt ein ihm opponierter dreizähliger Staubgefäßkreis folgen solle, habe ich bei (allerdings mikroskopischer) Untersuchung folgende Verhältnisse vorliegend gefunden: In der Achsel des laubartigen Tragblattes stehen transversal, ein wenig nach dem Tragblatte zu zwei meist fertile Vorblätter, auf sie folgen drei Kelchblätter in der Stellung, wie sie oben für die dreizähligen *Halorrhagis*-Arten beschrieben wurde, also das unpaare Kelchblatt median nach

vorn; diesen folgen opponiert drei Staubgefäße und dann die drei Karpiden mit den Staubgefäßen alternierend, also wieder alternisepal. Bei genauer Untersuchung der Blüte findet man am Grunde der drei fast kugeligen Griffelbasen, halb unter ihnen, kleine Körperchen, die sich auf Längsschnitten als die Reste der zwei durch die gewaltigen Griffelpolster unterdrückten Kreise der Kronblätter und Kronstaubgefäße erkennen lassen. Das Diagramm von *Proserpinaca* ist also nicht so zu zeichnen, wie es bisher stets geschah; der Ausfall des Blumenblattkreises und der epipetalen Staubgefäße ist kein vollständiger.

Bei vollkommenem Ausfall ganzer Kreise stehen diejenigen Formen dem vollständigsten Diagramm am nächsten, denen die Kronstaubgefäße fehlen, während andere Abweichungen nicht zu konstatieren sind.

Nach der oben gegebenen Entwicklungsgeschichte der Blüten bilden sich zuerst die Kelchstaubgefäße aus, nach denselben erst die Kronstaubblätter. Infolge sehr starker Entwicklung der ersteren und des Wachstums der mit ihnen alternierenden Karpiden aber bleibt für die Kronstaubgefäße wenig Platz übrig, so daß ihre Stellung zwar weiter nach außen rückt als diejenige der ursprünglich außen angelegten Kelchstaubgefäße, ihr Platz aber stets ein sehr beschränkter bleibt. Auch kommt es nicht eben selten vor, daß sie im normalen Diagramm (bei verschiedenen *Halorrhagis*- und *Myriophyllum*-Arten) selbst in entwickeltem Zustande ein wenig kleiner sind als die Kelchstaubgefäße. Dementsprechend ist der Abort gerade dieser Teile verständlich. Er findet sich unter den *Halorrhagoideae* nur bei der außerordentlich kleinen *Meziella trifida* (Nees) Schindler, bei der das Subgenus *Pseudohalorrhagis* Schindler bildenden *H. nodulosa* (Nees) Walp und den beiden *Laurembergia*-Arten *L. tetrandra* (Schott) Kanitz und *L. madagascarensis* Schindler nov. spec. ined. Weiter gehören hierher die hermaphroditen Blüten von *Myriophyllum heterophyllum* Michx., *M. axilliflorum* Baker, *M. tuberculatum* Roxb., *M. tetrandrum* Roxb., *M. tenellum* Bigel., *M. mexicanum* Wats., *M. laxum* Shuttl., *M. intermedium* P. DC. und *M. ambiguum* Nutt. In allen diesen Spezies fehlt von den epipetalen Staubgefäßen jede Spur. Selbstverständlich fehlen die Kronstaubgefäße auch den rein männlichen Blüten, soweit solche bei den genannten Arten vorkommen.

An dieser Stelle sind auch die männlichen Blüten von *Myriophyllum glomeratum* Schindler nov. spec. ined. und *M. integrifolium* Hook. f. wie auch von *Laurembergia repens* Berg. zu erwähnen, die gleichfalls die Kronstaubgefäße durch Abort verloren haben und sich nur dadurch diagrammatisch von einer Anzahl der genannten Formen unterscheiden, daß bei ihnen außer den diklinen Blüten normalerweise nicht auch hermaphrodite vorkommen.

An diese Abänderungen schließen sich zunächst diejenigen Arten an, die eine Verminderung der Karpiden zeigen, ohne daß dadurch in Zahlen

und Stellungsverhältnissen der anderen Teile etwas geändert würde. So sind bei *Halorrhagis digyna* Labill. und *H. serra* Brongn. nie mehr als zwei Fruchtblätter voll entwickelt, häufig jedoch nur eines; dann ist aber das andere rudimentär noch deutlich nachzuweisen. *H. scoparia* Fenzl und *H. digyna* Labill. var. *mucronata* (Nees) Schindler dagegen haben bei sonst normalem Diagramm drei bis ein Karpelle in voller Ausbildung; ein viertes habe ich nicht gesehen, doch dürfte es sich bei frischem Material nachweisen lassen. Dagegen zeigt *H. serra* Brongn. sehr schön auch an Herbarmaterial die Reduktion der beiden anderen Karpelle; ein Gleiches dürfte mit *H. digyna* Labill. der Fall sein.

2* Gunnereae.

An diesem Punkt muß die Besprechung des Diagramms von *Gunnera* einsetzen. Das normale Diagramm dieser Gattung ist insbesondere durch die Arbeiten von Alph. De Candolle [1]), Reinke [2]), Baillon [3]), und Eichler [4]) genügend bekannt. Dasselbe hat folgenden Aufbau:

In der Achsel eines schuppenartigen Tragblattes steht eine mit zwei transversalen Vorblättern versehene dimere Blüte. Die Kelchblätter setzen in regelmäßiger Alternanz ein, stehen also median auf dem Rande des Receptaculums; sie sind zu zwei mächtigen Drüsenpolstern ausgebildet, die in der Jugend eine große Menge Schleim absondern, nach Entfaltung der Blüte jedoch eintrocknen. In ihren Lücken stehen zwei transversale Kronblätter, die in der Jugend kurz breit und konkav sind, während sie nachher durch intercalares Wachstum einen nagelartigen Basalteil entwickeln und sich mehr abflachen. Den Kronblättern opponiert stehen zwei mächtige Staubgefäße auf massigen Filamenten. Auf diese wieder folgen ebenfalls opponiert, also auch transversal, die beiden zu einem einzigen Karpellfach vereinigten Karpiden mit zwei am Grunde verwachsenen langen pfriemlichen oder bandförmigen Narben, die auf ihrer ganzen Länge mit walzigen Papillen bedeckt sind, deren Membranen große Schleimmengen absondern. Kellermann [5]) Jonas [6]) geben zwar nur ein Karpid mit einer zweischenkligen Narbe an, doch zeigt ein Querschnitt selbst durch eine ältere Blüte leicht die Verwachsungsstellen der beiden linsenartig gewölbten Karpiden. Das Ovulum hat, wie oben eingehend besprochen wurde, zwei zusammengeschweißte Integumente, deren Mikropyle sich früher oder später schließt.

Die Frage nach der Einreihung dieser früher als besondere Familie

1) A. De Candolle, Prodr. XVI. 2. p. 596—600.

2) Reinke, Untersuchungen über die Morphologie der Vegetationsorgane von *Gunnera*, in: Morphologische Abhandlungen, Leipzig 1873.

3) Baillon, Histoire des plantes. VI. p. 479—481.

4) Eichler l. c. p. 465.

5) Kellermann l. c. p. 16.

6) Jonas, Über die Infloreseenz und Blüte von *Gunnera manicata* Linden, Dissert. Erl. 1892, p. 23—24.

oder als Angehörige anderer Familien betrachteten Gattung ins natürliche System der Halorrhagaceen wurde endgültig durch Endlicher[1]) gelöst indem er sie an die zweizählige *Halorrhagis* Brownii (Hook. f.) Schindler anlehnte. Die Übereinstimmung ist eine außerordentlich große, insbesondere, wenn man bedenkt, daß bei dieser genannten Form die Kronstaubblätter vor den Kelchstaubgefäßen angelegt werden, wie ja die Entwicklungsgeschichte gezeigt hat. Denkt man sich nun die Kelchstaubgefäße überhaupt nicht mehr angelegt, und die Karpiden zu einem einzigen Karpellfach vereinigt, so hat man unmittelbar das für *Gunnera* typische Diagramm. Eine weitere Stütze für diese Anschauung ist die von Jonas[2]) mitgeteilte Beobachtung, daß bei *G. manicata* Linden manchmal Endblüten vorkommen, die drei Petala und drei Stamina tragen. In anderen Fällen kommen auch vier Stamina vor; über die Zahl der Petala ist dabei nichts gesagt. Die gleichen Abweichungen in der Zahl der Blütenteile habe ich selbst bei *G. chilensis* Lam. beobachten können.

Zeigen sich die *Halorrhageae* nach einem gemeinsamen Grundplane aufgebaut, dessen Abänderungen in der Weise erfolgen, daß bei Ausfall nur eines Cyclus dies stets der der Kronstaubgefäße ist, so bieten die *Gunnereae* hier eine im Resultat sehr wesentliche Abweichung, indem hier die Kronstaubgefäße ausgebildet werden, während die Kelchstaubgefäße überhaupt nicht mehr angelegt sind.

Das als typisch beschriebene *Gunnera*-Diagramm mit seinen Anschlußblättern ist nun insofern als theoretisch zu bezeichnen, als alle Teile desselben wirklich niemals zusammen vorkommen. Ist das Diagramm der Blüte vollständig, so sind die Anschlußblätter wenigstens zum Teil zu ergänzen. Überall wo diese entwickelt sind, liegen in der Blüte Reduktionen vor.

Da, wie gesagt, von *G. Berteroi* Phil., *G. glabra* Phil., *G. insignis* (Oerst.) A. DC. und *G. commutata* Blume nur Früchte zur Verfügung standen, mußte natürlich auch die Untersuchung bezüglich der Blumenblätter resultatlos sein. Außerdem sind die Blüten der Herbarexemplare von *G. velutina* Spruce schon zu sehr verblüht, so daß es auch da nicht gelang, Petalen nachzuweisen, wenn man auch in Anbetracht der nahen Verwandtschaft mit *G. chilensis* Lam. annehmen kann, daß diese Verhältnisse hier wie dort sich gleichen. Bei allen anderen hermaphroditen, außer den genannten vier Arten konnten an genügend jungen Blüten in der Regel zwei Blumenblätter nachgewiesen werden, die von spatelförmiger Gestalt waren. Vom Rücken her sind sie längs der Mediane eingedrückt und meist in ihrem oberen Teile, vor allem an den Rändern, stark und lang behaart und bewimpert. Sie überragen meist die Staubgefäße und sind an diese gepreßt und über ihnen nach innen gebogen.

---

1) Endlicher Ench. 1841. p. 640.

2) Jonas l. c. p. 17 u. 20.

In der Literatur[1]) sind für die Arten *G. petaloidea* Gaud., *G. perpensa* L., *G. macrophylla* Bl. und die Endblüten von *G. manicata* Linden je zwei Blumenblätter und für *G. bracteata* Benn. und die Seitenblüten von *G. manicata* Linden ein Blumenblatt angegeben, während *G. insignis* (Oerst.) A. DC. und *G. chilensis* Lam. apetal sein sollen. Über meine Befunde bei dieser Art wurde bereits gehandelt; es erübrigt sich noch anzufügen, daß bei *G. bracteata* Benn. ebenfalls beide Blumenblätter typisch entwickelt gefunden wurden. Weiter stimmen alle hermaphroditen Arten in der Ausbildung des Gynoeceums überein. Stets sind auf dem aus zwei Karpiden bestehenden einfächerigen Ovar die oben beschriebenen zwei bandförmigen Karinalnarben in Opposition mit den Blumen- und Staubblättern sichtbar.

e. Verarmung reduzierter Diagramme durch Diklinie.

Da ich oben schon Gelegenheit genommen habe, auf den Ausfall der epipetalen Staubgefäße in den männlichen Blüten von *Laurembergia repens* Berg. und *Myriophyllum glomeratum* Schindler nov. spec. ined. und *M. integrifolium* Hook. f. hinzuweisen, sei hier bloß daran erinnert, daß diese durch Diklinie verarmten Blüten nur insofern reduziertes Diagramm aufweisen, als bei ihnen die epipetalen Staubgefäße fehlen; die männlichen Blüten dieser Arten bestehen also aus Kelch, Blumenblättern, epipetalen Staubgefäßen und dem mehr oder weniger sichtbaren Rudiment des Gynoeceums.

Bei den männlichen Blüten der diklinen *Gunnera*-Arten fällt das Gynoeceum spurlos aus, sie bestehen aus einem zweiblättrigen medianen Kelch auf einem kurzen aus dem unterständigen Receptaculum hervorgegangenen Stiel, ihnen folgen transversal die zwei Blumenblätter und die zwei Staubgefäße von der oben beschriebenen typischen Gestalt. Die weiblichen Blüten dagegen tragen auf dem hier natürlich sehr stark ausgebildeten Fruchtknoten die zwei medianen Kelchzipfel und die beiden transversalen Narben. Wie bei den männlichen das Gynoeceum, so ist hier Blumenkrone und Androeceum spurlos ohne die geringsten Rudimente verschwunden.

Wie schon früher erwähnt, ist das Anschlußdiagramm der diklinen Blüten vollständiger als das der hermaphroditen: die diklinen Blüten entbehren im allgemeinen nicht wie jene der Trag- und Vorblätter, die mit dem Kelch in regelmäßiger Alternanz stehen.

Die Frage nach noch weiteren Reduktionen dieses Diagramms ist nicht leicht zu beantworten, wenn man die Vollkommenheit und Kostbarkeit des Herbarmaterials in Betracht zieht. Von einigen Spezies liegen, wie oben

---

1) A. DC. Prodr. XVI. 2. p. 596—600; Jonas l. c.; Schwacke, Eine brasilianische *Gunnera* (*Gunnera manicata* Lindner) in: Beiblatt zu den Bot. Jahrb. Nr. 28. Bd. XII. Heft 3/4.

gesagt, nur geringe Teile in sehr kleiner Zahl, manchmal in nur einem Exemplar vor, die natürlich nicht einer Untersuchung geopfert werden dürfen.

Die in Frage kommenden Elemente, über deren Vorhandensein in bestimmten Fällen Zweifel obwalten, sind die Vorblätter der männlichen und weiblichen und die Kronblätter der männlichen Blüten. Alle diese Teile sind einerseits wegen ihrer Zartheit und etwas fleischigen Beschaffenheit nicht nur dem frühzeitigen Abfall an der lebenden Pflanze, sondern auch insbesondere der Zerstörung am Herbarmaterial ausgesetzt, so daß es recht wohl möglich ist, daß bei der Untersuchung diese Organe nicht gefunden werden, obgleich sie in Wirklichkeit vorhanden gewesen sein können.

Das vollständige Diagramm der männlichen *Gunnera*-Blüte liegt bei *G. cordifolia* Hook. f. und *G. monoica* Raoul vor: In der Achsel eines kleinen schuppenförmigen Tragblattes steht die Blüte mit zwei transversalen Vorblättern; ihnen folgen alternierend, also median, die beiden Kelchblätter und diesen die transversalen Blumen- und Staubblätter. Von diesen Arten ist *G. cordifolia* Hook. f. bisher unzutreffenderweise als apetal angegeben.

G. microcarpa Kirk hat zwar das vollständige Anschlußdiagramm, doch fehlen ihr die Blumenblätter. Da mir jedoch junge Blüten oder Knospen nicht vorlagen, möchte ich es, insbesondere wegen der nahen Verwandtschaft dieser Art mit *G. monoica* Raoul, dahingestellt sein lassen, ob hier Abort der Petalen oder nur nachträglicher Verlust durch Abfallen vorliegt. Das letztere ist mir wahrscheinlicher.

Das Diagramm von *G. Hamiltonii* Kirk, *G. densiflora* Hook. f. und *G. arenaria* Cheesem. unterscheidet sich gegenüber dem von *G. cordifolia* Hook. f. und *G. monoica* Raoul nur durch den Mangel der Vorblätter, im übrigen findet volle Übereinstimmung statt. Nach der Stellung des Kelches sind die fehlenden Vorblätter jedoch zu ergänzen. Wie Schnegg[1]) die männlichen Blüten von *G. arenaria* Cheesem. mit den Worten: »Die männlichen Blüten werden gebildet von zwei in der Achsel eines kleinen schuppenförmigen Tragblattes stehenden Staubblättern« beschreiben kann, ist unverständlich, da doch in dem von ihm selbst bearbeiteten Material der *G. arenaria* Cheesem. sich zwei männliche Blütenstände befinden, deren sämtliche Blüten den oben von mir angegebenen Bau besitzen, wenn auch nur wenige Blumenblätter erhalten sind.

Dasselbe, was oben für *G. microcarpa* Kirk im Verhältnis zu *G. cordifolia* Hook. f. und *G. monoica* Raoul gesagt wurde, gilt auch für *G. Meziana* Schindler nov. spec. ined. im Verhältnis zu *G. Hamiltonii* Kirk, *G. densiflora* Hook. f. und *G. arenaria* Cheesem. Wie bei diesen sind hier keine Vorblätter vorhanden; der Unterschied beruht auf dem Fehlen

1) Schnegg l. c. p. 196—197.

der Kronblätter. Doch auch hier konnten nur ältere männliche Blüten untersucht werden.

Hier schließt sich das Diagramm von *G. magellanica* Lam. an. Das Tragblatt ist meistens nur an der untersten, manchmal auch noch an der zweiten Blüte der Partialinflorescenzen (auf die unten eingegangen werden soll), immer aber in sehr reduziertem Zustande, entwickelt; bei den oberen Blüten der Partialinflorescenz ist dasselbe abortiert, aber ebenfalls nach der Stellung des Kelches zu ergänzen. Die Blüte selbst unterscheidet sich von der der vorher behandelten Arten durch das Fehlen der Kronblätter. Hier ist tatsächlich völliger Abort derselben anzunehmen, da auch in Knospen keine Spur von ihnen zu finden ist.

Höchst bemerkenswert ist es, daß das eine der beiden Staubgefäße verhältnismäßig häufig reduziert ist: Filament und Anthere erreichen dann nicht ihre volle Größe, und die Anthere springt nicht auf. In wenigen Fällen konnte sogar beobachtet werden, daß beide Staubgefäße reduziert waren. Fast immer ist das reduzierte Staubgefäß dasjenige, das nach innen zu steht. Hier dürfte der starke Druck als Erklärung der Reduktion heranzuziehen sein.

Den am meisten reduzierten Bau bietet schließlich *G. lobata* Hook. f., deren Blüten auch das Tragblatt fehlt, so daß die aus dem medianen zweiteiligen Kelch und dem transversalen zweiteiligen Androeceum bestehende Blüte ohne irgend welche Hochblätter an der Hauptachse steht.

Bei den weiblichen Blüten der untersuchten Arten kommen durchgreifende Verschiedenheiten nur bezüglich der Trag- und Vorblätter in Betracht. Die Blüten selbst bestehen alle aus dem zweiblättrigen medianen Kelch auf dem oberen Rande des Receptaculums und dem unterständigen für *Gunnera* normalen Gynoeceum. Hier fehlen also, abgesehen von der gleich anzuführenden Ausnahme, wie oben gesagt, stets die Blumenblätter.

Reduktionen dieses Diagramms finden sich nur bei *G. monoica* Raoul und *G. Meziana* Schindler nov. spec. ined., wo ziemlich häufig, aber durchaus nicht in der Mehrzahl der Fälle, Reduktion der einen der beiden Narben zu einem Stylodium auftritt.

Zu erwähnen ist hier ein merkwürdiger Fall der Bereicherung einer Blüte: Bei *G. monoica* Raoul zeigte einmal die zweitoberste weibliche Blüte, auf deren benachbarte unmittelbar die männlichen folgen, das Vorhandensein von zwei transversalen Blumenblättern. Während das eine, das neben der ausgebildeten Narbe stand, etwa $^2/_5$ der normalen Größe (bei den männlichen Blüten) erreichte, war das andere nur ein minimales Rudiment von $^1/_{10}$ der normalen Größe.

Das vollständige Anschlußdiagramm zeigen *G. arenaria* Cheesem., *G. microcarpa* Kirk und *G. monoica* Raoul. Bei der *G. arenaria* Cheesem. konnte ich einen ganz jungen Blütenstand untersuchen und fand hier ganz regelmäßig Tragblätter und die beiden transversalen Vorblätter. An älteren

Blütenständen waren die Tragblätter meist und die Vorblätter manchmal vorhanden. Bei *G. microcarpa* Kirk und *G. monoica* Raoul waren trotz des Alters der untersuchten Blütenstände diese Organe fast immer zu konstatieren.

Bei *G. densiflora* Hook. f. und *G. Hamiltonii* Kirk werden die Blüten von je einem Tragblatt gestützt; wie im Anschlußdiagramm der männlichen Blüten fehlen hier die Vorblätter.

Die Untersuchungen auf Trag- und Vorblätter bei den weiblichen Blütenständen von *G. Meziana* Schindler nov. spec. ined. und *G. magellanica* Lam. gaben kein Resultat.

Nach den im Vorstehenden dargestellten Verhältnissen ist den Ansichten Oerstedts[1]), der gerade auf die aus Dioecie und fehlenden, resp. vorhandenen Blumenblättern abgeleiteten Merkmale eine Zerspaltung der Gattung *Gunnera* in eine große Anzahl kleiner Gattungen (*Pankea*, *Pseudo-Gunnera*, *Gunneropsis*, *Gunnera*, *Misandra*, *Misandropsis* und *Milligania*) vornahm, der Boden entzogen. Für die angeblich apetale Gattung *Pankea* (*G. insignis* [Oerst.] A. DC., *G. chilensis* Lam., *G. commutata* Blume und *G. peltata* Phil.) wurden von mir Blumenblätter nachgewiesen für *G. chilensis* Lam. *Gunnera* und *Pseudo-Gunnera* (*G. perpensa* L. und *G. macrophylla* Blume), für welche monoecische Blüten angegeben werden, sind gynomonoecisch. Auch bei *Milligania* (*G. cordifolia* Hook. f.) habe ich, wie oben gesehen, Petala nachgewiesen.

B. Ausbildung der Blütenteile.

1. Receptaculum.

Der unterständige Fruchtknoten der Halorrhagaceen ist von einem mehr oder weniger dicken Receptaculum eingeschlossen, welches auf seiner Spitze die Blütenhülle und das Androeceum trägt. Bei der Fruchtreife bildet das Receptaculum das Perikarp. Für seine Gestaltung sind die Anpassungen an die Fruchtverbreitung maßgebend; insbesondere tritt dies bei denjenigen Fällen hervor, wo mit Lufträumen versehene und zur Verbreitung durch den Wind (z. B. bei *Halorrhagia stricta* R. Br. *H. Gossei* F. v. M., *H. trigonocarpa* F. v. M.) oder zum Schwimmen auf dem Wasser geeignete Früchte gebildet werden sollen (z. B. bei den meisten *Laurembergia*-Arten). In allen diesen Fällen treten diese Lufträume bereits zur Blütezeit zwischen Receptaculum und Fruchtknoten auf.

2. Kelch.

Normal entwickelt ist der Kelch bei allen *Halorrhagoideae*, wobei er bei den meisten Formen größere Ausbildung erreicht, wenn er auch den

---

1) Oerstedt 1857. Nat. For. Vid. Medd. p. 191.

voll entwickelten Kronblättern niemals an Länge gleichkommt. Bei den *Myriophylloideae* ist die Reduktion des Kelches eine sehr weitgehende, in der Weise, daß er zu meist ganz kleinen, stets leicht abfallenden Zipfelchen reduziert ist; bei *M. Mülleri* Sond. konnte er überhaupt nicht nachgewiesen werden.

Den *Halorrhagoideae* schließen sich die *Gunnereae* bezüglich der Kelchausbildung insofern an, als auch bei ihnen stets ein stark entwickelter und dauernd bleibender Kelch vorhanden ist, welcher aber an der Innenseite seiner Basis riesige Drüsenpolster trägt, die von Kellermann[1]) als Nektarien gedeutet werden, welche aber als schleimabsondernde Organe anerkannt sind. Diese Drüsenpolster schwinden im Verlauf des Aufblühens, wenn sie ihre Funktion erfüllt haben, ebenso wie die an ihrer Spitze zu findenden, gleichfalls schleimabsondernden Lazinienzipfel. Daher haben die Kelchblätter im abgeblühten Zustande ein wesentlich anderes Aussehen als in der Knospe.

Hervorzuheben ist, daß männliche und weibliche Blüten in der Ausbildung der Kelchzipfel sich in der Weise wesentlich unterscheiden, daß durchgehends die Kelchzipfel der männlichen Blüten sehr schmal und lang, diejenigen der weiblichen dagegen breit dreieckig sind.

Von wesentlicher Bedeutung für die Systematik ist die Ausbildung der Basis der Kelchblätter bei der Gattung *Halorrhagis*. Im einfachsten Fall (z. B. bei *H. racemosa* Labill., *H. odontocarpa* F. v. M., *H. Gossei* F. v. M., *H. trigonocarpa* F. v. M., *H. nodulosa* [Nees] Walp.) wird beobachtet, daß ebenso, wie dies bei *Loudonia*, *Laurembergia*, *Proserpinaca*, *Myriophyllum* der Fall ist, das Receptaculum an seiner Spitze vollkommen eben in die Mittellinie des Kelches übergeht, daß also der Kelch an seiner Basis nach dem Rücken zu keine Auftreibung zeigt. Viel häufiger aber ist bei der Gattung *Halorrhagis* das Vorkommen einer solchen Auftreibung, welche im systematischen Teil der Monographie der *Halorrhagaceae* von mir als »Gomphus« bezeichnet wird, und welche als Höcker an der Stelle sitzt, wo die Basis des Kelchblattes in das Receptaculum übergeht. Dieser Gomphus besteht bald nur aus einer aufgeblasenen Ausbuchtung (z. B. bei *H. serra* Brongn., *H. monosperma* F. v. M., *H. rubra* Schindler nov. spec. ined., *H. Brownii* [Hook. f.] Schindler, *H. breviloba* Schindler nov. spec. ined.), bald ist er massiv (z. B. bei *H. tenuifolia* Benth., *H. confertifolia* F. v. M., *H. pycnostachya* F. v. M., *H. scabra* [Koen.] Benth., *H. scordioides* Benth.); derselbe ist bald mit seiner Unterseite nicht am Receptaculum herabgewachsen, also frei (z. B. bei *H. intricata* Benth., *H. trichostachya* Benth., *H. micrantha* [Thunb.] R. Br., *H. pusilla* R. Br., *H. rotundifolia* Benth., *H. diffusa* Diels, *H. Meziana* Schindler nov. spec. ined., *H. pithyoides* [Nees] Benth.), oder er kann entweder mit einzelnen Teilen seiner Unter-

1) Kellermann l. c. p. 13.

seite (z. B. bei *H. laevis* Schindler nov. spec. ined., *H. heterophylla* Brongn., *H. platycarpa* Benth.) oder mit der ganzen Unterseite (z. B. bei *H. confertifolia* F. v. M., *H. digyna* Labill. var. *mucronata* [Nees] Schindler) an dem Receptaculum herabgewachsen sein. Für den Fall, daß bloß teilweise angewachsene Gomphi vorliegen, ist der Einzelgomphus außer bei *H. salsoloides* (Rchb.) Benth. nicht ganzrandig, sondern zerlegt sich nach unten in zwei bis drei Lappen, von denen entweder die Seitenlappen frei und der Mittellappen angewachsen ist, oder umgekehrt.

Im allgemeinen sind die Kelchzipfel ganzrandig, nur selten findet sich eine Zähnung, welche insbesondere bei *H. pedicellata* Schindler nov. spec. ined. und *H. Brownii* (Hook. f.) Schindler bis zu groben Sägezähnen gehen kann.

3. Blumenblätter.

Die Ausbildung der Blumenblätter bei der ganzen Familie der *Halorrhagaceae* ist eine sehr gleichförmige, derart, daß auch die Blumenblätter der *Gunnereae* im wesentlichen dem gleichen Typus angehören, wie die der *Halorrhageae*.

Abgesehen von *Proserpinaca*, wo die Blumenblätter zu kleinen Höckern reduziert sind, sind sie wenigstens bei den hermaphroditen und männlichen Blüten aller Halorrhagaceen vorhanden. Ihre Form ist in den allermeisten Fällen eine so einfache und ihre Größe eine so geringe, daß aus ihrer Gestaltung mit Sicherheit der Schluß gezogen werden kann, daß sie nicht als Schauapparate zur Anlockung von Kreuzungsvermittlern dienen. Damit stimmt gut überein, daß die Blumenblätter der Halorrhagaceen (vergl. unsere deutschen *Myriophyllum*-Arten, *Gunnera chilensis* Lam. usw.) eine grünliche Farbe aufweisen. Wo bei anemophilen Halorrhagaceen andere Färbungen auftreten (z. B. bei *Halorrhagis erecta* (Murr.) Schindler und *Gunnera macrophylla* Blume[1]), ist die in diesem Falle rote Farbe so wenig auffällig, daß besonders in Anbetracht der raschen Abfälligkeit dieser Organe gleichfalls ihre Funktion als Schauapparate sich ausschließt. Hier sind allein die Gattung *Loudonia* sowie einige ihr nahe stehende *Halorrhagis*-Arten (z. B. *H. racemosa* Labill., *H. trigonocarpa* F. v. M., *H. Gossei* F. v. M., *H. monosperma* F. v. M.) bezüglich der Gestaltung der Blumenblätter als Ausnahmen zu erwähnen. Bei diesen Arten allein sind die Blumenblätter durch Größe und intensiv leuchtend gelbe Farbe ohne weiteres als Schauapparate kenntlich. Vorgreifend sei hier darauf aufmerksam gemacht, daß bei diesen Arten allein auch die Narbenbildung beweist, daß es sich hier um insektenblütige Pflanzen handelt. Während sonst bei allen anderen Halorrhagaceen die groß ausgebildeten Narben allseitig papillös sind, tritt bei den genannten Arten eine einseitige Stellung der Narbenpapillen in der Weise entgegen, daß diese Papillen nach dem Zentrum der Blüte zu nicht entwickelt

---

1) Cf. Schnitzlein, Icones II. t. 94**. IV. 216.

sind. Die als Schauapparate dienenden Blumenblätter der genannten Arten sind flach oder beinahe vollständig flach und unterscheiden sich dadurch von den Blumenblättern der meisten anderen Halorrhagaceen.

Soweit es sich um die große Menge der windblütigen Halorrhagaceen handelt, stellen die Blumenblätter nur den Knospenschutz für die noch unentwickelten Geschlechtsorgane dar. Sie sind stets vertieft und erinnern in ihren Formen an die gleichfalls nur dem Antherenschutz dienenden Blumenblätter der Rhamnaceen, wobei ihre Gestalt bald eine kapuzenförmige, bald eine löffelförmige, schiffskielartige usw. sein kann. Der Nagel der Blumenblätter ist stets sehr kurz, meist kaum zu finden, er überschreitet niemals $^1/_8$ der Spreitenlänge. In der Ausbildung der Behaarung der Blumenblätter ist ein merkwürdiger bisher nicht zu erklärender Unterschied zwischen den *Gunnereae* einerseits und den *Halorrhageae* andererseits vorhanden. Wenn eine Behaarung der Blumenblätter vorhanden ist, so finden sich die Trichome bei den letzteren in erster Linie längs der Mitte der Blumenblätter, seltener sind sie auf dem Rücken derselben weiter verbreitet, kommen aber niemals auf dem Rande selbst vor; bei den *Gunnereae* dagegen tritt Behaarung, wenn sie vorhanden ist, in erster Linie am Rand der Blumenblätter auf.

4. Staubgefäße.

Die Dehiscenz der Antheren bei allen Halorrhagaceen ist stets lateral, wobei dieselben sich beiderseits in langen Rissen von oben anfangend bis unten öffnen. Die Angabe von Jonas [1]), daß bei *Gunnerea* introrse Dehiscenz vorhanden sei, ist unrichtig.

Bei den oben genannten wenigen Halorrhagaceen, welche insektenblütig sind, ist keine wesentliche Verkürzung der Staubfäden im Verhältnis zu den Staubbeuteln eingetreten; dies Moment zeigt, daß sie im Anfangsstadium zu voller Ausbildung als Insektenblütler sich befinden. Sonst zeichnen sich die Staubgefäße der Halorrhageen durchweg durch lange und sehr flexile Staubfäden aus.

Bei *Gunnera* ist das Verhältnis derart, daß die Staubfäden der hermaphroditen Blüten viel kürzer sind als diejenigen der männlichen Blüten bei den diklinen Arten, die Mitte hält hier wieder *G. macrophylla* Blume, deren hermaphrodite Blüten verhältnismäßig lange Filamente besitzen; man könnte hier wohl auf den Gedanken kommen, daß die hermaphroditen Blüten der Selbstbestäubung angepaßt seien, doch ist dies nicht der Fall, da auch hier die Geschlechtertrennung durch Proterandrie sehr wirksam ausgebildet ist. Das Filament geht stets in die Basis des Konnektivs der Anthere über.

Kurze, d. h. eiförmige oder elliptische Antherenformen sind der Gattung

1) Jonas l. c. p. 20.

Gunnera eigen, und kommen ferner bei *Proserpinaca*, dem Subgenus *Pseudohalorrhagis* sowie bei *Myriophyllum glomeratum* Schindler nov. spec. ined. und *M. integrifolium* Hook. f. vor; sonst sind überall die Antheren sehr viel länger als breit und lineal. Das Aufblühen unter Wasser scheint auf die Antherenform unter Umständen von Einfluß zu sein, da ich bei *M. mexicanum* Wats. in einem Fall, wo zweifellos submerse Blüten vorlagen, die sonst normal sehr lang gestreckten Antheren kurz und breitelliptisch ausgebildet vorfand.

Bezüglich der Windbestäubung der Halorrhagaceen wäre es sehr verführerisch, anzunehmen, daß die löffelförmigen Blumenblätter als Sammelapparate für den ausfallenden Pollen bei Windstille dienen könnten. Diese Vermutung ist aber unzutreffend deswegen, weil zur Zeit der Antherenentfaltung die Blumenblätter entweder meist vollständig abgefallen oder soweit zurückgeschlagen sind, daß bei senkrechtem Herabfallen des Pollens ein Auffangen desselben durch die Löffel der Blumenblätter nicht mehr möglich ist. Es ist daran festzuhalten, daß die Blumenblätter nur als Schutzorgane für die Staubgefäße dienen. Dies zeigt sich am schönsten bei *Laurembergia repens* Berg., wo die epipetalen Staubgefäße abortiert sind, die episepalen aber trotzdem durch eine Krümmung ihrer Staubfäden in der Knospe den Schutz der Blumenblätter suchen und fest in deren Höhlung liegen. Auch wo acht Staubgefäße vorhanden sind (und dies ist bei der größten Mehrzahl der Halorrhageen der Fall), krümmen sich die episepalen Staubgefäße in die Blumenblätter hinein, so daß jedes Blumenblatt zwei Antheren in seiner Höhlung birgt.

5. Pollen.

Der Pollen der Halorrhagaceen ist durchweg ein Porenpollen mit sehr starker und dauerhafter Exine. Die Unterfamilien der *Halorrhageae* und *Gunnereae* sind nach ihrer Pollenausbildung trotz aller Verwandtschaft des allgemeinen Baues des Pollens insofern wesentlich verschieden, als bei den *Halorrhageae* der mit Netzmaschen versehene Pollen vier bis sechs tetraedrisch gestellte oder gleichmäßig über die Oberfläche verteilte kreisförmige und relativ kleine Poren aufweist, während bei den gekörnten Pollenkörnern der *Gunnereae* stets drei sehr lang gezogene spaltenförmige Löcher vorhanden sind, welche das im Querschnitt schwach dreilappige Pollenkorn in drei gleiche Abschnitte teilen. Dabei ist die Gestaltung dieses Pollens insofern eine stumpf-pyramidenförmige, als er eine flache nicht mit Poren versehene Basis besitzt, von welcher sich die durch die Spalten halbierten Seiten erheben, die in eine nur schwach angedeutete breit abgerundete Spitze zusammenlaufen. Bei den *Halorrhageae* dagegen ist der Pollen kugelrund. So schließen sich zwar die *Halorrhageae* in der Pollenform dem Tetradenpollen der *Oenotheraceae* an, die *Gunnereae* dagegen entfernen sich von diesem Typus ein wenig. Mit Recht macht schon

Jonas[1]) auf die unrichtige Behauptung Kellermanns[2]) aufmerksam, daß der *Gunnera*-Pollen in Entwicklung und Gestalt dem der Onagraceen gliche.

6. Griffel und Narben.

Wie oben bereits ausgeführt, sind die Halorrhagaceen in ihrer übergroßen Menge der Windbefruchtung angepaßt. Damit steht in Übereinstimmung, daß bei der ganzen Familie, mit Ausnahme der genannten Arten, eine außerordentlich große und insbesondere lang papillöse Ausbildung der allseitig gestellten Narbenfläche vorliegt.

Die Griffel selbst sind stets bei den anemophilen Halorrhagaceen außerordentlich kurz, während die Narben sehr stark entwickelt sind.

Auch nach der Ausbildung der Narben, wenigstens im Jugendzustand, können die Unterfamilien und Tribus der Halorrhagaceen gut unterschieden werden.

Die *Gunnereae* sind von Anfang an ausgezeichnet durch zwei sehr lange, bei den großen hermaphroditen Arten bandförmige, bei den kleinen diklinen antarktisch-australischen Arten pfriemlich-fadenförmige Narben, welche meist direkt mit ihren zusammengewachsenen Basen dem Ovar aufsitzen, seltener einen sehr kurzen griffelartigen gemeinsamen Basalteil aufweisen. Diese Narben sind in den hermaphroditen Blüten, solange die betreffende Blüte noch männlich funktioniert, fast papillös. Sie entwickeln ihre kurzen Papillen meist erst beträchtliche Zeit nach dem Verstäuben der Staubgefäße.

Bei den *Halorrhageae* sind die Narben stets viel kürzer, und zwar stellen sie bei den *Halorrhagoideae* im Jugendzustand zylindrische, knopfförmige oder kurz keulenförmige rundliche Gebilde dar, welche bei den wenigen entomophilen Arten in diesem Zustand beharren, dabei aber asymmetrisch nur nach außen hin Papillen entwickeln, bei den anemophilen Spezies sich dagegen im Verlauf der Entwicklung etwas strecken und dann der Schwanzrübe eines Pferdes ähnlich lange Papillen hervorsprossen lassen.

Bei den *Myriophylloideae* sind die Jugendzustände der Narben gleichfalls kurz und knopfförmig; im Verlauf der Entwicklung kommen hier kurz bürstenförmige Narben zur Ausbildung.

C. Morphologische Verhältnisse der Vegetationsorgane und der Blütenstände.

1. Früchte und Keimpflanzen.

Die Früchte der Halorrhagaceen sind nach den Unterfamilien verschieden. Die *Halorrhageae* haben nuß- oder kapselartige Früchte, bei den *Gunnereae* liegt stets eine mehr oder weniger fleischige Steinfrucht vor.

Die Gattungen der *Halorrhageae* zerfallen nach der Fruchtbildung einerseits in *Myriophylloideae*, wo jedes Karpell bei der Reife mit einer

1) Jonas l. c. p. 23.

2) Kellermann l. c. p. 17.

besonderen Steinzellschicht umgeben ist, so daß vier Nüßchen entstehen, die bei den meisten Arten auseinander fallen; bei einzelnen Arten dagegen hängen sie noch durch die Reste des Receptaculums zusammen.

Andererseits sind die *Halorrhagoideae* und *Gunnereae* dadurch charakterisiert, daß die Karpelle zu einer einheitlichen Frucht vereinigt bleiben, die aber vier- bis einfächerig sein kann. Die Fälle, in welchen diese verschiedenen Fächerzahlen vorkommen, decken sich mit der oben behandelten Fächerung des Ovars und brauchen hier nicht besonders aufgeführt zu werden.

Auf die Bedeutung der Steinschale um die Samen herum für Schutz der Samen insbesondere im Wasser sei hier nach Schenck[1]) aufmerksam gemacht. Doch müssen, da es sich bei der Ausbildung der Fruchtschale als Steinschale um Anpassung zu biologischen Zwecken handelt, Folgerungen, welche leicht daraus gezogen werden könnten, und welche die *Gunnereae* den *Myriophylloideae* nähern würden, mit großer Vorsicht aufgenommen werden. Bei den *Gunnereae* ist in Betracht zu ziehen, daß die Steinschale den Samen beim Passieren des Darmkanales von Tieren, welche die Beeren gefressen haben, schützt.

Die äußere Fruchtschale kann verschieden ausgestaltet sein: Während bei einzelnen Formen das Receptaculum bei der Ausbildung der Frucht in einzelne Stücke zerreißt und nachher ganz schwindet wie bei *Halorrhagis nodulosa* (Nees) Walp., *H. elata* A. Cunn., *H. pycnostachya* F. v. M. und *H. confertifolia* F. v. M., bleibt es bei anderen als dünne, aber feste Haut bestehen, die der Steinschale fest und glatt anliegt; dieses Verhalten zeigen alle Spezies von *Laurembergia* und *Proserpinaca*, sowie weitaus die größte Mehrzahl aller *Halorrhagis*-Arten. Bei wieder anderen wächst das Receptaculum stark weiter und wird durch Emergenzen der Steinschale ausgedehnt und bildet dann ein weitmaschiges Luftlückensystem um die reife Frucht. Diese Bildung tritt in erster Linie bei den dreizähligen *Halorrhagis*-Formen *H. Gossei* F. v. M. und *H. trigonocarpa* F. v. M., sowie den vierzähligen *H. stricta* R. Br. und *H. racemosa* Labill. und den Loudonien ein, eine Andeutung dieser Erscheinung zeigt *H. odontocarpa* F. v. M.

Die Verbreitung der Samen findet bei *Gunnera* durch Vögel statt, deren Darmkanal der geschützte Innenteil des Samens in keimfähigem Zustand passiert. Ob dadurch eine erhöhte Keimfähigkeit bewirkt wird, mag dahingestellt sein; dies soll nach dem Passieren des Darmkanales von Fischen der Fall sein[2]). Bei den mit Luftgewebe versehenen Samen haben wir es ohne Zweifel mit einer Einrichtung zu tun, die der Verbreitung der Samen durch Wind und Wasser dienen soll.

---

1) Schenck, Biologie der Wassergewächse 1886. p. 132.

1) Hochreutiner, Disséminations des graines par les poissons, in: Bull. Herb. Boiss. VII. 1899. p. 459—466.

Eingefügt sei hier, daß die Verbreitung von *Myriophyllum* in intensivem Maße insbesondere durch abgerissene Sproßteile und Winterknospen erfolgt. Wir haben die weiten Erstreckungen der einzelnen Areale dieser Wasserpflanzen nicht nur durch Verschleppung von Samen im Kropf von Wasservögeln, sondern mindestens ebenso durch Transport von vegetativen Teilen an den Füßen derselben zu erklären; andererseits ist das Wasser selbst ein wesentlicher Verbreiter, was sich daraus ergibt, daß die Winterknospen stets in großer Menge, z. B. in Skandinavien, angeschwemmt werden [1]).

In einem fleischigen Endosperm, das aus sehr zarten Zellen besteht und reichlich Fett enthält, liegt der Embryo. Die Embryoausbildung ist verschieden in den Unterfamilien: Bei den *Halorrhageae* ist der Embryo groß entwickelt, die lange Radicula ist stielrund, glatt und aufrecht, die Kotyledonen sind viel kleiner als letztere und nach unten gerichtet. Bei den *Gunnereae* dagegen liegt der sehr kleine und wenig ausgebildete Embryo an der Spitze des besonders hier außerordentlich reichen Endosperms; er hat eine breitherzförmige Gestalt, die Radicula ist kurz abgerundet und zeigt nach oben, während sich die Kotyledonen nach unten wenden. Sie kehren dabei ihre breiten Seiten den beiden linsenförmigen Fruchtschalen zu, die den beiden mit ihren Rändern zu einem einzigen Fruchtknotenfach verwachsenen Karpiden entsprechen.

Der Keimungsvorgang wurde bisher nur für *Gunnera chilensis* Lam. von Reinke [2]) beobachtet.

Nachdem durch Quellung des Endosperms die beiden Schalen der Testa auseinander gedrängt sind, tritt die Radicula heraus und bohrt sich in das feuchte Erdreich ein; bald darauf werfen die Kotyledonen nach Aufnahme der Reservestoffe die nunmehr leere Hülle ab und strecken sich, wobei das hypokotyle Stengelglied sich aufrichtet. Zwischen den Kotyledonen zeigt sich die schmale Plumula, neben der zu beiden Seiten — also dekussiert zu den Kotyledonen sehr früh das erste Drüsenpaar. Während das hypokotyle Stengelglied dicht mit hyalinen braunen Borsten besetzt ist, bleibt die Pfahlwurzel absolut kahl, ebenso wie die Kotyledonen. Zu bemerken ist dabei, daß der Wurzel ein sekundäres Dickenwachstum wegen des Fehlens der Cambiumzone abgeht. Die Seitenwurzeln entstehen endogen in zwei, seltener mehreren Längsreihen entsprechend der Anzahl der vorhandenen Gefäßstränge, auf die später eingegangen werden wird.

Für *Myriophyllum spicatum* L. ist als Ausnahmefall das Vorhandensein nur eines Kotyledos am Keimling bekannt geworden [3]).

---

1) Sernander, Zur Verbreitungsbiologie der skandinavischen Pflanzenwelt. (Cit.: J. J.-B. 1901. b. p. 670.)

2) Reinke, Untersuchungen über die Morphologie der Vegetationsorgane von *Gunnera*, in: Morphologische Abhandlungen. Leipzig 1873, p. 54—64.

3) Guppy in Sc. Gossip, N. S., Vol. 2, 1895, p. 171—172.

Schon vor den Seitenwurzeln brechen aus dem hypokotylen Stengelgliede von *Gunnera chilensis* Lam. zwei Adventivwurzeln hervor, denen weitere nach oben hin folgen. Im Gegensatz dazu ist die Entstehungsfolge der Wurzelzweige akropetal, schreitet also nach unten fort. Diese Adventivwurzeln, besonders diejenigen älterer Pflanzen, zeigen Wurzelhaare, während die Pfahlwurzel stets kahl bleibt.

2. Wurzeln.

Nur bei *Gunnera* geht die Hauptwurzel des Keimlings nach kurzer Zeit zu Grunde. Bei allen übrigen Formen entwickelt sich aus ihr die längere oder kürzere Zeit dauernde Hauptwurzel der Pflanze. Das normale Wurzelsystem hat aber bloß bei der Gattung *Halorrhagis* selbst größere Bedeutung für die Ernährung der Pflanze. Bei allen übrigen Formen sind es aus den Stämmen kommende endogen entstehende Adventivwurzeln, welche nach kurzer Zeit bei den Sumpfformen die Gesamternährung übernehmen. Am besten ist diese Vertretung des ursprünglichen Wurzelsystems durch Adventivwurzeln natürlich ausgedrückt bei den im Schlamm kriechenden Halorrhagaceen, es sei hier nur an *Proserpinaca*, eine große Anzahl von *Myriophyllum*-Arten und an *Laurembergia* erinnert. Bei den Wasserformen sind die Adventivwurzeln lediglich Haftorgane, was schon aus dem Umstande hervorgeht, daß sie keine Wurzelhaare besitzen[1]). Doch ist zu bemerken, daß diese Wurzeln die Fähigkeit, als Ernährungsorgane zu dienen, nicht verloren haben, was besonders daraus hervorgeht, daß sie bei Trockenlegung des Standortes die Wasserzufuhr für die Pflanze zu vermitteln im stande sind. In solchen Fällen sehen wir, daß die in ihrem Wuchse kürzer und gedrungener werdende Pflanze durch reichliche Ausbildung weiterer Adventivwurzeln aus den Stengelknoten für Vermehrung ihrer Ernährungsorgane sorgt.

Daß bei Wasserpflanzen die Blätter beinahe stets die physiologische Funktion von Wurzeln bezüglich der Nahrungsaufnahme übernehmen können, ist so selbstversändlich, daß die Schaffung des neuen Ausdruckes »Rhizophylle« von Clos[2] absolut unnötig ist. Ein Ineinanderübergehen von Wurzeln und Blättern ist auch bei den niedersten *Myriophyllum*-Formen in keiner Weise vorhanden; selbst bei *M. tenellum* Bigel. ist das leicht mit Blattorganen verwechselbare Wurzelsystem von den dort sehr kleinen schuppenartig ausgebildeten Wasserblättern streng und prinzipiell verschieden, was schon daraus hervorgeht, daß die feinen Wurzeln eine, wenn auch reduzierte, so doch deutlich erkennbare Wurzelhaube tragen.

---

1) Schenck, Biol. d. Wassergew. p. 10 u. 11.

2) Clos, Des liens d'union des organes ou des organes intermédiaires dans le règne végétal. Mémoires de l'Académie des sciences, inscr. et belles-lettres de Toulouse. Série IX. Tom. IV. 1892.

3. Stämme.

Die Stämme sämtlicher Halorrhagaceen haben monopodialen Aufbau, und zwar sind sie aufrecht bei den meisten *Halorrhagis*-Arten, außer bei der sehr kleinen sumpfbewohnenden *H. pusilla* R. Br. und den wenigen rasenförmig ausgebreiteten Formen wie *H. diffusa* Diels und *H. confertifolia* F. v. M.; bei allen anderen Gattungen dagegen haben wir es wesentlich mit kriechenden Stämmen zu tun. Der Einfluß des Substrates auf die Pflanze, der Übergang von Landformen zu Wasserformen und umgekehrt ist selbstverständlich von größter Bedeutung für die Ausbildungsweise des Stammes sowohl wie für die Art und Weise der Bewurzelung und Verzweigung. So ist es nicht verwunderlich, daß bei allen Landformen mit aufrechtem Wuchs radiäre und bei *Halorrhagis* sehr reichliche Verzweigung vorliegt, während die kriechenden Stämme der Sumpfhalorrhagaceen fast ausnahmslos insofern dorsiventralen Wuchs zeigen, als die Verzweigung nach der Unterseite nicht stattfindet, sondern bloß von der Seite und von oben her ihren Ursprung nimmt. *Laurembergia* vermittelt diese beiden Typen in der Weise, daß zwar auch hier die Verzweigung radiär ist, die nach oben stehenden Sprosse aber mehr gefördert werden und die unten stehenden bloß soweit zur Entwicklung kommen, als sie im Substrat sich umzudrehen und nach oben zu wachsen vermögen. In den oberen aus dem schlammigen Untergrund herausragenden Organen dieser Pflanze ist von dorsiventraler Verzweigung nichts mehr zu sehen. Auf die Unterschiede in dem anatomischen Bau dieser Land- und Sumpf- resp. Wasserformen wird unten genauer eingegangen werden.

Höchst bemerkenswert ist, daß bei vielen *Myriophyllum*-Arten reiche Entwicklung und Verzweigung der Stammorgane, oder besser gesagt, überhaupt der vegetativen Teile, eine Unterdrückung der Blütenbildung für mehrere Jahre im Gefolge haben kann. Dies ist insbesondere für *M. brasiliense* Cambess. bekannt geworden, welches sowohl in seiner Heimat wie in unseren Gewächshäusern unter günstigen Vegetationsbedingungen sich außerordentlich stark vermehrt, bei der aber Ausbildung von Blüten selten ist.

Bei den *Gunnereae* ist insofern eine bedeutende habituelle Verschiedenheit der Arten stets zu beobachten, als die kleinen antarktischen Formen, mit Ausnahme von *G. cordifolia* Hook. f., in unten zu schildernder Weise regelmäßig sympodialen Aufbau durch Stolonenbildung aufweisen, während bei den großen durch ihre dick-rübenförmigen oder zylindrischen rhizomartigen oder dicken und fleischigen aufrechten, im Habitus den Baumfarnen ähnlichen[1]) Stämme ausgezeichneten Arten Verzweigungen außer bei *G. ma-*

1) *G. insignis* (Örst.) DC., *G. commutata* Blume, *G. peltata* Phil., *G. petaloidea* Gaud.

crophylla Blume[1]) sehr selten sind. Zwar sind auch hier in den Achseln der Blätter überall Achselknospen vorhanden, dieselben pflegen aber nur in seltenen Fällen, insbesondere im Alter und bei Verletzung des Gipfeltriebes zur Entwicklung zu gelangen.

Die Blattstellungsverhältnisse an den Achsen der Halorrhagaceen sind recht wechselnde. Zunächst unterscheidet sich die Gruppe der Gunnereen von allen anderen Halorrhagaceen durch die Stauchung der blatttragenden Achsen. Die hier vorhandene Rosettenbildung der gestauchten Achsen, welche die Blätter in $^2/_5$-Stellung tragen, ist von der allgemein kultivierten *Gunnera chilensis* Lam. her bekannt genug. Dabei macht es morphologisch keinen Unterschied, ob die Stämme selbst reine Kurztriebe darstellen, (wie das z. B. bei den rübenförmigen Stämmen von *Gunnera chilensis* Lam. der Fall ist), oder ob die Sprosse (Ausläufer) ein gewisses Stück als Langtriebe sich erstrecken und erst an der die Blattrosette tragenden Spitze gestaucht werden. Die Weiterentwicklung der Pflanze erfolgt in dem letzt beschriebenen, bei allen kleinen antarktischen *Gunnera*-Arten vorliegenden Falle in der Weise, daß Achselsprosse, die aus den niedersten Regionen der Rosettenblätter hervorkommen, die Fortsetzung der kriechenden Achse n^{ter} Ordnung übernehmen, so daß auf diese Weise Sympodien mit meist an der Basis langgestreckten und nur oben gestauchten Gliedern den Rhizomaufbau der Pflanze bewirken.

Wie weit bei *Proserpinaca*, welcher sich *Myriophyllum pedunculatum* Hook. f., *M. tuberculatum* Roxb., *M. ambiguum* Nutt., *M. tenellum* Big. anschließen, typische sympodiale Bildung der kriechenden Stämme eintritt, war nicht in allen Fällen mit Sicherheit zu erkennen. Jedenfalls ist hier keine derartige Regelmäßigkeit vorhanden wie bei *Gunnera*. Der Aufbau von *Proserpinaca* unterscheidet sich nur in der Weise von einem wirklich monopodialen, daß die über den Schlamm herausragenden Triebe infolge der Ungunst der äußeren Verhältnisse mit der Zeit absterben, während die im Schlamm geborgenen Rhizomteile erhalten bleiben und durch ihre Sprosse die Pflanze fortsetzen.

4. Blätter.

a. Blattstellungsverhältnisse.

Die Blattstellungsverhältnisse bei *Gunnera* sind schon bei dem Stammaufbau kurz besprochen. Wir haben es mit Rosettenbildungen zu tun, deren Elemente in $^2/_5$-Divergenz angeordnet sind und nicht in der Divergenz $^1/_3$, wie Reinke[2]) angibt.

Bei den *Halorrhageae* kommt diese typische Rosettenbildung nicht

---

1) Merker l. c. p. 212.

2) Reinke l. c. p. 86. Vgl. auch Taf. VII. Fig. 44, auf die verwiesen wird, wo die $^2/_5$-Divergenz richtig gezeichnet ist.

vor, wohl aber finden sich ähnliche Gebilde in Form von Kurztrieben, wie sie z. B. bei *Halorrhagis monosperma* F. v. M. als Auszweigung der Achse und bei *Myriophyllum* als Winterknospen vorkommen.

Die *Myriophylloideae* weisen in ihrer überwiegenden Mehrzahl quirlige Blattstellung auf, und nur bei den typischen Sumpf- und Landformen *M. tenellum* Bigel., *M. pedunculatum* Hook. f., *M. filiforme* Benth., *M. glomeratum* Schindler nov. spec. ined., *M. integrifolium* Hook. f., *M. amphibium* Labill., *M. intermedium* DC., *M. ambiguum* Nutt., sowie einigen wenigen Wasserformen: *M. Muelleri* Sond., *M. laxum* Shuttl. und *M. alterniflorum* P. DC. finden sich, wie schon oben kurz angegeben, dekussierte und zerstreute Blattstellung. Bei den *Halorrhagoideae* dagegen überwiegt etwas, bei $^5/_9$ der Gesamtzahl der Arten, die dekussierte Blattstellung; fast ebenso häufig ist jedoch, bei $^4/_9$ der Spezies, die zerstreute Stellung in $^2/_5$ Divergenz.

Nur in einem Falle, bei *Laurembergia verticillata* Schindler nov. spec. ined., kommt quirlige dreizählige Stellung abwechselnd mit dekussierter vor. Überall, wo die Blätter in zweizähligen Quirlen stehen, findet man meist schon am Grunde, stets aber bis zur Mitte des Blütenstandes, einen Übergang zur $^2/_5$-divergenten Alternation, so daß die Spitzen aller Blütenstände der Halorrhagaceen ihre Tragblätter in dieser Stellung angeordnet zeigen. Eine Ausnahme machen *Halorrhagis depressa* (A. Cunn.) Walp., *H. spicata* Petrie, *H. podantha* Schindler nov. spec. ined. und *H. salsoloides* (Rchb.) Benth., deren Blätter alle dekussiert stehen. Zu bemerken ist noch, daß *Loudonia* und *Proserpinaca* nur alternierende Blätter haben, während die Blattstellungsverhältnisse bei *Laurembergia*, *Halorrhagis* und *Meziella* wechselnde sind.

Während sich bei den meisten *Halorrhagis*-Arten die Blätter ziemlich gleichmäßig an der Achse verteilen und unmerklich durch langsame Abnahme in der Größe in Brakteen übergehen, die fast immer die typische Gestalt der Laubblätter behalten, findet man bei einzelnen Formen Abweichungen von dem gewöhnlichen Typus. So sind die Blätter z. B. bei *H. trichostachya* Benth. und *H. rudis* Benth. durchaus auf die sterilen Teile der Pflanze beschränkt, und erst über diesen erheben sich die meist nackten Inflorescenzen. Ähnliches kommt bei all den Formen vor, bei denen die Laubblätter verhältnismäßig deutlich von den Tragblättern der Partialinflorescenzen unterschieden sind, wenn auch nur durch starke Größendifferenz. Andererseits fallen andere Arten, wie *H. monosperma* F. v. M., *H. confertifolia* F. v. M. usw. durch die außerordentlich dichte Belaubung der sterilen Achsenteile auf.

b. Ausbildung der Blätter.

1* Laubblätter.

1** Wasser- und Luftblätter.

Bei der Behandlung der Blätter der Halorrhagaceen ist zuerst auf die Unterschiede hinzuweisen, welche diese Organe je nach dem Medium, in dem sie leben, zeigen. Es ist bekannt, daß fast alle untergetaucht lebenden Pflanzen die Tendenz zeigen, die assimilierenden Blattspreiten in linealische oder haarförmige Abschnitte auszubilden. Zugleich ist die Erscheinung bekannt, daß die Menge des submersen assimilierenden Gewebes teils durch Verlängerung der Blätter oder Blattabschnitte, teils, und dies ist bei unserer Familie durchgehends der Fall, durch reichlichere und gehäufte Ausbildung von Blättern angestrebt wird. Die Häufung der Blätter am Stamm führt bei den submersen Teilen der Halorrhagaceen allermeist zu typischer Quirlstellung oder doch wenigstens zu derart zusammengezogenen Spiralen, daß Quirlstellung vorgetäuscht wird. Die charakteristische Ausbildung dieser Erscheinung gerade bei den Halorrhagaceen hat Hansgirg[1]) zur Aufstellung des *Myriophyllum*-Typus der Stehwasserblätter veranlaßt.

Wieweit dieses Verhalten gerade bei der Gattung *Myriophyllum* zur Aufstellung einer phylogenetischen Reihe mit zu verwenden ist, habe ich schon oben kurz gezeigt.

Die einzige Ausnahme von den geschilderten Verhältnissen zeigt in der ganzen Familie *Myriophyllum tenellum* Bigel., bei welcher überhaupt die Beblätterung die Assimilationstätigkeit beinahe vollständig an die verlängerten und etwas verdickten Stämme abgegeben hat. Hier allein sind die Wasserblätter viel einfacher gebaut als die Luftblätter, insofern, als sie zu kleinen oft nur mikroskopisch sichtbaren schuppenartigen und ungeteilten Organen, auch im fertigen Zustand, reduziert sind.

Im allgemeinen kann man bei den Wasserhalorrhagaceen eine deutliche Beeinflussung des umgebenden Mediums auf die Ausbildung der Blattform konstatieren. Überall, bei der Mehrzahl der *Myriophyllum*-Arten und bei *Proserpinaca palustris* L., zeigen die Wasserblätter die typische tiefe Fiederung, wobei basipetale Ausbildung der einzelnen Abschnitte erfolgt[2]). Sobald sich ein Sproß aus dem Wasser erhebt, ändert sich die Entwicklung des Blattes, indem die Fiederung geringer wird oder ganz aufhört. Bei einzelnen Arten, wie z. B. *M. spicatum* L., gehen die beiden Formen der Wasser- und Luftblätter meist fast ohne Zwischenformen ineinander

1) Hansgirg, Zur Biologie der Laubblätter, in: Sitzber. Böhm. Ges. d. Wiss. 1900. XX. p. 33—34.

2) Vöchting, Zur Histologie und Entwicklungsgeschichte von *Myriophyllum*. Nova Acta XXXVI. 1872. p. 13.

über, bei anderen, wie z. B. *Proserpinaca palustris* L., tritt zwischen beiden eine lange Zone auf, in der die Blätter alle Übergangsstufen zwischen der gefiederten Wasserform und der lanzettlichen gesägten Luftform zeigen. Bei *M. ternatum* Gaud. z. B. folgen auf die gefiederten Wasserblätter erst einige Wirtel von breit eiförmigen, aber tief fiederschnittigen, dann die eiförmigen ganzrandigen Blätter. Erst in den Achseln dieser letzteren treten hermaphrodite Blüten auf, während in der Übergangszone keine oder nur weibliche Blüten ausgebildet werden.

Wie schnell diese Pflanzen auf eine Änderung des Mediums durch Änderung der Blattform antworten, geht daraus hervor, daß man recht häufig, z. B. bei *M. ussuriense* Maxim., Exemplare sieht, die an ihrem unteren Teile ganzrandige Blätter und junge Früchte, weiter oben jedoch fiederteilige sterile Blätter, an der Spitze wiederum ganzrandige Blätter und Blüten tragen. Man kann diese Erscheinung nur damit erklären, daß man eine Hebung des Wasserspiegels während der Blütezeit und eine hohe Anpassungsfähigkeit des Individuums annimmt. Ein entsprechendes Phänomen zeigt *M. spicatum* L. manchmal, wenn die Inflorescenz unter Wasser gesetzt wird; denn dann treten an den Brakteen Fiederchen auf. Die ganze Pflanze nähert sich dadurch der Form von *M. verticillatum* L. mit kleinen Brakteen, ist jedoch immer durch die Form der Bracteolae von ihr getrennt.

Diese Beobachtungen stehen in Übereinstimmung mit dem, was Goebel [1]), Schenck [2]) und Constantin [3]) über die gleichen Verhältnisse publiziert haben.

2** Blattstiel.

Die Wasserblätter sind stets sitzend, ihre Blattspreite geht also stets bis zur Achse, während sie bei den Luftblättern manchmal verschmälert ist, so daß hier ein blattstielartiger Basalteil oder seltener, z. B. bei *Halorrhagis erecta* (Murr.) Schindler, *H. exalata* F. v. M., *H. laevis* Schindler nov. spec. ined., *H. pedicellata* Schindler nov. spec. ined., *H. racemosa* Labill., *H. scordioides* Benth., *H. pycnostachya* F. v. M., *H. longifolia* Schindler nov. spec. ined., *H. Meziana* Schindler nov. spec. ined., *H. teucrioides* (P. DC.) Schldl., *H. micrantha* (Thunb.) R. Br., ein wirklicher Blattstiel, der bis 10 mm Länge erreichen kann, zur Ausbildung kommt. Dieser ist jedoch bei allen Halorrhageen im Verhältnis zur Blattspreite sehr kurz, wenn er überhaupt vorhanden ist. Nur bei den Gunnereen bildet sich stets ein beträchtlicher Blattstiel aus, der außer bei *C. Hamiltonii* Kirk. und *G. dentata* Kirk. stets scharf von der Blattspreite abgesetzt ist.

---

1) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen. II. Teil. 2. Lief. p. 245—255.

2) Schenck, Biol. d. Wassergew. p. 12.

3) Constantin, Études sur les feuilles des plantes aquatiques. Ann. des sciences natur. Série VII. Tom. III, p. 122.

Über die Anatomie sowohl der Luft- wie der Wasserblätter wird unten gehandelt werden.

3** Blattscheide.

Parallel mit der Ausbildung des Blattstieles geht diejenige der Blattscheide, in der Weise, daß bei fehlendem Blattstiel auch niemals ein deutlicher Scheidenteil angelegt ist. Außerordentlich verbreitet ist bei sämtlichen Halorrhagoideen die Erscheinung, daß die Blätter am Stamm linienförmig oder manchmal auch flügelartig herablaufen. Ein Scheidenteil ist dagegen stets und zwar manchmal in sehr großer Ausbildung bei den Gunnereen vorhanden. Derselbe ist meist kurz und umfaßt bei den antarktischen Formen den Stamm zur Hälfte, ebenso bei *G. perpensa* L., während er bei allen übrigen nicht antarktischen Formen geringere Breitenausdehnung zeigt.

I* Ligulae der Gunnereae.

Bei den *Gunnereae* allein sind auch Anhangsgebilde der Blattscheide in sehr interessanter Ausbildung vorhanden. Über die Stipular- resp. Ligularorgane der Halorrhagaceen finden sich die merkwürdigsten und verschiedensten Angaben. Am einfachsten liegen die Verhältnisse dort, wo (z. B. bei *G. macrophylla* Blume, *G. monoica* Raoul, *G. densiflora* Hook. f.) in der Mitte jeder Blattscheide ein einziges ungeteiltes schuppen- oder zäpfchenförmiges Organ sich vorfindet, welches ganz allgemein als Ligularorgan angesprochen wird. Dasselbe gliedert sich aber nur scheinbar aus der Fläche der Blattscheide aus, da es stets von einem oder mehreren eigenen Gefäßbündeln versorgt wird, welche erst kurz nach dem Eintritt des Blattes in den Stamm mit den Gefäßbündeln des Blattstieles verschmelzen. Eine Komplikation dieses Verhaltens ist schon vorhanden, wo diese einfachen und in Einzahl vorhandenen Organe von oben her eingeschnitten resp. geteilt sind (z. B. bei *G. Hamiltonii* Kirk. und *G. arenaria* Kirk.). Diese Formen leiten ohne weiteres zu denjenigen über, bei welchen mehrere von Anfang an getrennte Organe in den Achseln der Blätter stehen[1]), von denen bloß wenige, meist die mittelsten, dem Blattstiel angewachsen sind, die übrigen aber vollkommen frei bleiben. Dies ist z. B. der Fall bei *G. chilensis* Lam.

Welche Gründe hier Reinke[2]) als ersten bewogen haben, das mittelste dieser in der Blattachsel stehenden Organe als Ligula, die anderen dagegen als Stipularorgane zu betrachten, ist nicht verständlich. Wenn man die einfache Definition der Stipularorgane als Ausgliederung der Kanten einer Blattscheide festhält, so können die Organe, da sie in keinerlei Beziehung

1) Hier sind auch die zwei Ligulae zu erwähnen, die in den Achseln der Brakteen von *G. magellanica* Lam. und *G. arenaria* Kirk etwas seitlich verschoben vorkommen und unten im Kapitel »Blütenstände« behandelt werden.

2) Reinke l. c. p. 79.

zu den Seiten der Scheidenteile stehen, trotz ihrer Größe unmöglich als Stipulae angesehen werden. Daß sie mit ihren starken Gefäßbündeln auch nicht zu dem gewöhnlich vorhandenen Typus der Ligulae passen, ist richtig. Allein der Verlauf dieser Gefäßbündel ist durchaus der gleiche, wie er oben für die noch als zweifelloses Ligularorgan anzusehende und von allen Autoren als solches gerechnete Ligula der *G. monoica* Raoul usw. beschrieben wurde, d. h. auch ihre Gefäßbündel vereinigen sich nach dem Eintritt der Blattgefäßbündel in den Stamm mit diesen.

Sehr zu beachten ist, daß das Auftreten der starken Gefäßbündel in diesen Organen sich ohne weiteres daraus erklärt, daß dieselben große Massen von schleimigem Sekret von sich gebende Drüsenorgane tragen und dementsprechend mit besonderen Zuleitungsbahnen für diese Drüsen versehen sein müssen.

Nach Reinkes Untersuchungen[1]) entstehen diese Ligulargebilde an den Primordien der Blätter und später als diese. Bei denjenigen Spezies aber, bei welchen sie als Schutzhüllen für die jungen Knospen oder als Reservestoffbehälter zu fungieren haben (*G. magellanica* Lam., *G. chilensis* Lam. usw.), entwickeln sie sich rascher als die Blattanlagen selbst und überragen dieselben während der Ruheperiode weitaus an Größe. Ein solches Verhalten von Ligularorganen steht einzig da und schließt sich funktionell an das Verhalten der Nebenblätter (Ochrea) der Polygonaceen an.

Die stärkste Ausbildung dieser Organe ist bei *G. magellanica* Lam. zu finden. Die Spezies ist ohne weiteres durch die braunen als manchettenförmige Gebilde die kurzen Stämme umgebenden trockenhäutigen Anhangorgane der Blattscheide kenntlich. Ihre Entwicklung wird von Reinke[2]) richtig in der Weise gezeichnet, daß ein von der Mitte der Blattscheide ausgehendes und fast die gesamte Fläche derselben einnehmendes Gebild rings um den Stamm herumwächst und denselben vollkommen umschließt. Vielfache Untersuchungen haben insbesondere die Richtigkeit der genannten Figur in der Beziehung festgestellt, daß die ochreaartigen Gebilde nicht mit dem Rand des Scheidenteiles selbst zusammenhängen, sondern daß die Ränder beiderseits als (manchmal schmale) Kanten frei abstehen.

Wie bei diesem Befund gerade Reinke[3]) von Stipularorganen resp. Übergängen der Stipulae zu Ligulae sprechen kann, ist unverständlich. Ganz ohne Zweifel haben wir es bei *Gunnera* im morphologischen Sinne überhaupt nicht mit Stipulis, sondern mit manchmal kleinen, manchmal außerordentlich großen, aber bei allen Spezies vorhandenen Ligulis zu tun.

---

1) Reinke l. c. p. 78 u. 106.
2) Reinke l. c. Taf. VI. Fig. 35.
3) Reinke l. c. p. 105 u. 109.

Ich bin in dieser Beziehung durchaus in Übereinstimmung mit Lubbock[1], welcher gleichfalls den Gunnereen eigentliche Stipulae abspricht. Andererseits kann ich aber die Auffassung Berkholtz'[2] nicht annehmen, der die Stipulae als metamorphosierte Laubblätter hinstellt.

Ohne Zweifel hat auch Merker[3], welcher besonders angibt, daß bei *G. macrophylla* Blume Nebenblätter nicht vorhanden seien, die große längst bekannte[4] Ligula dieser Spezies nicht übersehen, sondern richtig gedeutet; bezüglich der scheinbar selbständig stehenden Seitenabschnitte dieser Ligula bei *G. chilensis* Lam. hat er sich[5] ohne weitere Prüfung der durch Reinke begründeten, von mir aber nicht anerkannten, Auffassung dieser Organe als Stipulargebilde angeschlossen.

II* Angebliche Stipulae der Myriophylloideae.

Gleichfalls klar liegt die Frage nach dem Vorhandensein der Stipulae bei den *Halorrhageae*. Hier sind nur bei den *Myriophylloideae* bisher Organe gefunden worden, welche als Stipularorgane von Magnus[6] gedeutet wurden. Es handelt sich um keulenförmige oder lanzettliche vielzellige Drüsenorgane, welche in Zweizahl an der Insertionsstelle der Blätter wie auch in ebenso großer Ausbildung an den Ansatzstellen der Blattzipfel sitzen. Diese Gebilde können unter keinen Umständen als Stipulae resp. Stipellae[7] angesehen werden aus folgenden Gründen: Zunächst sind diese Teile Gebilde, welche jeweils aus einer einzigen Epidermiszelle hervorgehen, und gleichen in jeder Beziehung in ihrem Bau den Lacinienzipfeln, welche als schleimabsondernde Organe in der Jugend vorhanden sind, später aber abfallen, und bei allen Wasserhalorrhageen sowie bei *Gunnera*, teils in derselben Form, teils als Kolleteren[8], an der Spitze der jungen Blätter oder an der Spitze und in den Achseln der jungen Blattzähne sitzen. Ebenso kommen sie auf den Stengeln, Tragblättern, Vorblättern, Kelchzipfeln und bei *Gunnera* wahrscheinlich auch an der Spitze der Blumenblätter vor. Daß sie in den Blattachseln gewöhnlich nicht abfallen, kommt einzig und allein von ihrer geschützten Lage an diesen Stellen und kann keinen Grund bieten, sie dort als Stipulae, d. h. anders zu deuten als an anderen Stellen, wo sie als typische Trichome angesprochen werden müssen.

---

1) Lubbock, On Stipules, their Forms and Functions. Part II. Journ. of the Linnean Society, Botany, Vol. XXX. 1895. p. 496.

2) Berkholtz, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Anatomie von *Gunnera manicata* Linden. Bibl. Bot. Heft 24. Cassel 1891.

3) Merker l. c. p. 212.

4) Reinke l. c. p. 103.

5) Merker l. c. p. 230.

6) Magnus, Bot. Zeit. 1871. No. 29. Sp. 484.

7) Magnus ex Vöchting l. c. p. 16.

8) cf. p. 61.

Der gleichen Ansicht über diese Gebilde ist Schenck[1]), welcher Tanninausscheidungen an ihnen beobachtet hat und der Meinung ist, daß diese Organe wohl einen Schutz der Pflanze gegen Parasiten bilden könnten.

Demnach bin ich auch nicht in der Lage, der besonders von Reinke[2]) vertretenen Anschauung, daß diese Gebilde den Ligularorganen von *Gunnera* analog seien, beizutreten. Sie kommen mit jenen bloß darin überein, daß beide Schleim absondern, doch sind die fraglichen Gebilde bei den Halorrhageen selbst die sezernierenden Trichome, während die Ligulargebilde von *Gunnera* die Träger der sezernierenden Organe darstellen.

Auch auf der Fläche der *Myriophyllum*-Blätter sind diese Trichome in der Jugend weit verbreitet; ihre Ansatzstelle ist im Alter, wenn sie abgefallen sind, an braun umrandeten Löchern zu erkennen. Die Größe dieser Gebilde ist bei einer und derselben Spezies stets ungefähr die gleiche.

4 Blattspreite.**

Die Gestaltung der Blattspreite bei den gesamten Halorrhageen ist im Umriß wesentlich eine lanzettliche, weniger häufig kommen spatelförmige, eiförmige und ei-herzförmige Blattspreiten vor. Hier auf die Gliederung derselben, welche für einzelne Fälle systematischen Wert besitzt, einzugehen, erübrigt sich.

Bei den Gunnereen ist die Blattgestalt durchaus verschieden von der der eben genannten Gruppe; hier treten stets breite schirmförmige Blattspreiten mit mehr oder weniger herzförmigem Grunde auf. Sehr selten nur (*G. Hamiltonii* Kirk und *G. dentata* Kirk) ist der Blattgrund zugespitzt und haben die Blätter im allgemeinen eine elliptische oder selbst auch breit-lanzettliche Form.

Peltate Blätter mit nicht dem Rande der Spreite eingefügtem Blattstiel kommen auch bei *G. peltata* Phil. nicht vor.

2* Niederblätter.

Es ist bemerkenswert, daß, abgesehen von den Kotyledonen, den Halorrhagaceen Niederblätter nur als seltenste Ausnahme zukommen. Was den Anschein von Niederblättern bei *Gunnera* erregt, nämlich die schuppige Bekleidung der Rhizome der großen Arten sowohl wie die Schuppen an den Knoten der Ausläufer der kleinen antarktischen Formen, wird von den persistierenden Ligularorganen und den Blattbasen gebildet. Der bekannteste

1) Schenck, Vergl. Anat. der subm. Gew. Bibl. Bot. Heft I. 1886. p. 9.
Schilling, Anat.-biol. Untersuch. über die Schleimbildung der Wasserpfl. Flora 1894. p. 326.
Dutailly, Les glandes foliaires des *Cératoph.* et des *Myrioph.* Ass. franç. l'avanc. sc., 20. sess. Paris 1891. p. 220.
Solereder l. c. p. 380—381.

2) Reinke l. c. p. 78.

Fall, daß Laubblätter niederblattartigen Charakter annehmen, tritt bei den Winterknospen von *Myriophyllum* entgegen. Hier handelt es sich um ein Stehenbleiben der Blattanlagen auf niederer Entwicklungsstufe, insofern, als die an sich zu normalen Blättern bestimmten Primordien an den Spitzen von Haupt- und Seitentrieben ihre Gliederung weniger ausbilden, insbesondere niemals tiefe Fiederschnittigkeit zeigen, sondern zu Reservestofflagern umgebildet werden. Die interessanten Angaben von GOEBEL[1]) zeigen, daß es sich hierbei um die Anlagen normaler Blätter handelt, denn die Bildung von Winterknospen wird nicht allein durch den Eintritt der kälteren Jahreszeit bedingt, sondern kann experimentell auch durch Aushungern der Pflanze herbeigeführt werden. Abgesehen von der dichten gedrängten Stellung ist die Anordnung dieser Blattorgane in bis 24 Quirlen[2]) eine normale.

Aus der beinahe regelmäßig durch Überwinterung im Knospenzustand stattfindenden Vermehrung der kälteres Klima bewohnenden *Myriophyllum*-Arten erklärt sich die Tatsache, daß fast alle *Myriophyllum*-Pflanzen an der Basis dicht gedrängte, mit kurzen niederblattartigen Blättern besetzte Internodien zeigen.

Als zweiten Fall der Niederblattbildung füge ich diesem bisher bekannten die Blattausbildung bei *Myriophyllum tenellum* Bigel. bei. Wir haben es mit einer Pflanze zu tun, welche durch ihren ganzen Aufbau, insbesondere durch die Verlängerung und relativ bedeutende Verdickung ihrer chlorophyllführenden Stämme zeigt, daß diese Organe im wesentlichen als Assimilationsorgane in Frage kommen. Eigentliche Blätter werden nur in der Blütenstandsregion ausgebildet, sind also Brakteen, dagegen bleiben alle Blattanlagen an den vegetativen Teilen der Pflanze klein und schuppenförmig; sie sind insbesondere an den im Schlamm kriechenden Rhizomteilen oft nur mikroskopisch als Zellhöcker wahrnehmbar.

3* Hochblätter.

Als Hochblätter bei den Halorrhagaceen kommen allein Brakteen und Vorblätter der Blüte in Frage.

Die Stellung der Brakteen ist im allgemeinen an der Basis der aus ihrer Achsel kommenden Triebe. Eine Ausnahme macht allein *Loudonia* und eine sehr große Anzahl von *Gunnera*-Arten, bei welchen die Tragblätter der Partialinflorescenzen diesen ein Stückchen angewachsen zu sein pflegen.

Die Tragblätter der *Halorrhageae* gehen in den meisten Fällen in Form und Gestalt, allmählich an Größe zunehmend nach unten in die

---

1) GOEBEL, Pflanzenbiologische Schilderungen. II. Teil. 2. Lief. p. 360.

2) WYDLER, Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse, in: Flora XLIII. Jahrg. 1860. p. 235.

Laubblätter über. Nur die Bracteolae sind auch in diesem Falle stets als besonderer reduzierter Blatttypus ausgebildet und trotz ihrer Kleinheit durch Gestalt und Färbung ausgezeichnet. Sie bilden für die Definition der Spezies eines der wichtigsten Merkmale, welches bisher nicht genügend zur Abgrenzung der Formenkreise herangezogen worden ist. Z. B. ist die Gestalt und Größe der Bracteolae für die gesamte Untergattung *Euhalorrhagis*[1]) das Einteilungsprinzip, ohne welches eine klarere Anordnung der Spezies nicht möglich wäre. Im übrigen ist über die Ausgestaltung der Bracteae nichts besonderes zu bemerken; höchstens könnte angeführt werden, daß bei *Loudonia* die Tragblätter der Partialinflorescenzen sich durch wesentlich dünnere Textur von den oberen Laubblättern unterscheiden.

Die Ausgestaltung der Hochblätter der *Gunnereae* ist von derjenigen der Laubblätter dagegen sehr wesentlich verschieden, was bei der bekannten höchst ausgesprochenen rundlichen Form der letzteren und ihrer Größe selbstverständlich ist. Hier sind die Hochblätter stets häutig oder membranös, sitzend, oft mit einem scheidenartigen Basalteil die Achse umfassend, schmal dreieckig oder lineal, ganzrandig oder von der Spitze her gespalten meist mit einem Gefäßbündelstrang versehen.

Einer besonderen Behandlung sind allein die Hochblätter in der Inflorescenz von *Myriophyllum Muelleri* Sond. wert. Diese in der Gattung sehr isoliert dastehende Art zeichnet sich dadurch aus, daß unter jeder männlichen Blüte ein sehr großes hohles pantoffelförmiges Tragblatt vorhanden ist, welches die gesamte Blüte unter Wasser vollkommen einschließt und mit Hilfe des von den Trichomen abgesonderten Schleimes gegen das Eindringen des Wassers, und vielleicht der Wassertiere, schützt. Die kleine nach der Achse zu frei bleibende Öffnung in der Hülle der unteren Blüte des meist zweiblütigen Blütenstandes wird aufs vollkommenste deckelartig geschlossen durch die Achse selbst, welche weiter oben nochmal eine gleiche männliche Blüte mit gleichem pantoffelförmigem Tragblatt hervorbringt. Bei keiner anderen Halorrhagacee ist die Tatsache, daß die Blütenstände unbegrenzt sind, so unzweideutig sichtbar wie bei *M. Muelleri* Sond. Über die letzte Blüte der Inflorescenz setzt sich die Achse nämlich in flacher fast blattartiger Ausbildung noch soweit fort, daß sie auch hier den Verschlußdeckel des Behälters der obersten männlichen Blüte bildet.

5. Blütenstände.

Die Blütenstände der Halorrhagaceen sind in ihrem Habitus in den einzelnen Gruppen derartig abweichend, daß man versucht sein könnte, nach dem Aussehen der Inflorescenzen an der Verwandtschaft der einzelnen Formenkreise zu zweifeln. Und doch lassen sich alle diese divergenten Ausbildungsformen auf zwei Haupttypen zurückführen.

---

1) cf. Monographie.

Einer der wesentlichsten Unterschiede zwischen den *Halorrhageae* und den *Gunnereae* ist der, daß bei ersteren die Achse erster Ordnung, also die Hauptachse der Pflanze, wenigstens die erste Inflorescenz hervorbringt; bei den verzweigten Formen dieser Gruppe können dann auch Zweige, also Achsen zweiter und dritter Ordnung an ihrer Spitze Inflorescenzen tragen. Bei den *Gunnereae* dagegen schließt die Hauptachse der Pflanze steril, und sämtliche Inflorescenzen stellen Achselsprosse der Laubblätter dieser Achse, also Achsen zweiter Ordnung dar.

Im übrigen ist eine wesentliche Differenz zwischen den Inflorescenzen der gesamten Halorrhagaceen nicht vorhanden, wenn man sich Radlkofers[1]) Anschauungen über die Einteilung der Blütenstände anschließt.

Überall ist die Hauptachse des Blütenstandes unbegrenzt. Sowohl bei *Myriophyllum* wie bei *Loudonia* läßt sich neben der obersten Blüte noch das Rudiment der Achsenfortsetzung konstatieren. Bei *Halorrhagis* zeigt auch die oberste Blüte der Inflorescenz noch ein Tragblatt und charakterisiert sich dadurch als seitenständig, selbst wenn (wie z. B. bei *H. diffusa* Diels) eine Fortsetzung der Achse über die Insertionsstelle der letzten Blüte hinaus nicht mit Sicherheit nachweisbar ist. Ganz unzweifelhaft ist die Unbegrenztheit der Blütenstandsachse bei *Proserpinaca* und *Laurembergia*, wo die Blüten überhaupt nur in sehr kurze Dichasien geordnet aus der Achsel normaler Laubblätter hervorgehen. Der beste Beweis für die Unbegrenztheit der Hauptachse der Inflorescenz wird bei *Proserpinaca* und einer ganzen Anzahl von *Myriophyllum*-Arten (z. B. *M. brasiliense* Cambess.) geliefert, wo nach dem Abblühen der Blüten die Achsen, insbesondere wenn sie wieder unter Wasser geraten, als normale vegetative, keine Blüten in den Blattachseln mehr tragende, Stämme weiterwachsen.

Die Auszweigungen der Hauptachse der Inflorescenz dagegen sind stets bei allen Formen der Familie durch Endblüten begrenzt.

Ein Unterschied zwischen den *Gunnereae* einerseits und den *Halorrhageae* andererseits tritt erst entgegen, wenn die Anordnung der Blüten an den Inflorescenzauszweigungen betrachtet wird. Hier zeigt sich, daß alle *Halorrhageae* die Seitenauszweigungen typisch dichasisch aufbauen, während die Auszweigungen der Inflorescenzhauptachse von *Gunnera* Trauben oder Ähren mit Endblüte darstellen. Verwischt wird dieser Unterschied natürlich überall dort, wo das Dichasium oder die Partialtraube mit Endblüte je auf ein Glied, nämlich die Endblüte reduziert ist, doch macht, wenn man vergleichend die Verwandtschaft der betreffenden Formen berücksichtigt, die Einreihung derartiger Vorkommnisse in das von mir skizzierte Schema keinerlei Schwierigkeiten.

1) Radlkofer, Gliederung der Familie der Sapindaceen. Sitzber. Bayr. Acad. Math.-phys. Klasse XX. (1890). Heft 1. p. 179—181.

Überhaupt ist nach der Radlkoferschen Blütenstandstheorie kein wesentlicher Unterschied zwischen der Traube mit Endblüte und dem Dichasium vorhanden, da die Traube mit Endblüte nur ein Pleiochasium mit vermehrtem und nicht gegenständigem Protagma darstellt.

a. Halorrhageae.

1* Halorrhagoideae.

Der Inflorescenzaufbau der *Halorrhagoideae* liegt am klarsten bei *Halorrhagis digyna* Labill. und *H. Gossei* F. v. M. vor. Hier sind folgende Verhältnisse zu beobachten:

Die Hauptachse trägt im Blattwinkel ein Dichasium, d. h. eine Blüte, aus deren Vorblättern je eine seitliche Blüte entspringt. Auch diese seitlichen Blüten sind wieder mit Vorblättern versehen, welche sich aber ungleich verhalten. Die nach hinten, d. h. nach der Achse zu, stehenden tragen den geminderten Sproß dritter Ordnung, welcher vollständig oder bis auf ein minimales Rudiment abortiert; die vorderen, von der Achse abgewandten, dagegen lassen je eine vollkommen entwickelte Blüte in ihrer Achsel entstehen.

Die Partialinflorescenz besteht also in diesen Fällen aus fünf Blüten, welche ein in der geschilderten Weise unvollständiges Doppeldichasium darstellen.

Reduktionen dieser dichasialen Partialinflorescenz sind nun sehr gewöhnlich, so daß nur wenige Arten die vollständige fünfblütige Inflorescenz besitzen, nämlich außer den beiden genannten noch *H. racemosa* Labill. und die beiden zweizähligen Arten *H. Brownii* (Hook. f.) Schindler und *H. breviloba* Schindler nov. spec. ined. Bei *H. erecta* (Murr.) Schindler, *H. exalata* F. v. M., *H. laevis* Schindler nov. spec. ined., *H. pedicellata* Schindler nov. spec. ined., *H. serra* Brongn., *H. heterophylla* Brongn., *H. glauca* Lindl., *H. prostrata* Forst., *H. scoparia* Fenzl, *H. digyna* Labill. var. *mucronata* (Nees) Schindler, *H. stricta* R. Br., *H. foliosa* Benth., *H. platycarpa* Benth., *H. monosperma* F. v. M., *H. odontocarpa* F. v. M., *H. tenuifolia* Benth., *H. trigonocarpa* F. v. M. treten nur einfache Dichasien, d. h. aus drei Blüten bestehende Partialinflorescenzen, auf, welche natürlich ihre Erklärung in der Weise finden, daß die Vorblätter der Achsen dritter Ordnung nicht mehr fertil sind. Bei allen übrigen *Halorrhagis*-Arten wird das Dichasium dadurch, daß auch die Vorblätter der Achsen zweiter Ordnung keine Achselsprosse mehr tragen, auf eine Blüte reduziert.

Ähnliche Verhältnisse wie bei *Halorrhagis* liegen bei *Laurembergia* vor; auf diese Gattung braucht hier nicht mehr näher eingegangen zu werden, da sie schon im Kapitel »Geschlechterverteilung« ausführlich besprochen worden ist. Erwähnt sei hier nur, daß die *Laurembergia*-Arten, wie auch aus der Stellung der Blätter hervorgeht, in der Regel eine $^2/_5$-divergente Gesamtinflorescenz bilden, deren Partialinflorescenzen häufig

(außer bei *L. zeylanica* [Arn.] Schindler und *L. brevipes* [W. et A.] Schindler) siebenblütige, also vollständigere Doppel-Dichasien sein können, als sie bei *Halorrhagis* vorkommen.

Insbesondere zeichnet sich *L. tetrandra* (Schott) Kanitz durch großen Reichtum ihrer Inflorescenzen aus. Bei dieser Art können auch noch die Vorblätter der Blüten dritter Ordnung fertil sein, so daß dadurch im günstigsten Falle elfblütige Inflorescenzen mit streng dichasialer Anordnung resultieren. Bemerkenswert und oben bereits erwähnt ist der Umstand, daß in diesen reichen Blütenständen auch die Blüten zweiter Ordnung hermaphrodit sind oder doch wenigstens deutliche Rudimente des Androeceums zeigen.

Für *Proserpinaca* ist das dreiblütige Dichasium typisch, doch kommen den Verhältnissen bei *Halorrhagis* entsprechende Verminderungen der Blütenzahl häufig, Vermehrungen sehr selten vor. Die Dichasien selbst sind in $^2/_5$-Divergenz am Stamm verteilt.

Loudonia bietet dadurch eine nur habituelle Abweichung in der Ausbildung ihrer Blütenstände, daß dieselben stets an den Enden der Haupt- und Nebenachsen zu mehr oder weniger ebensträußigen doldentraubenähnlichen Rispen zusammengezogen sind. Die meist siebenblütigen Dichasien mit ihren, im Gegensatz zu der größten Mehrzahl der übrigen Halorrhagaceen, lang gestielten Blüten ordnen sich in $^2/_5$-Divergenz in der Hauptachse; am Grunde tragen sie, worauf oben bereits aufmerksam gemacht wurde, ein meist etwas angewachsenes Tragblatt, wodurch sich die Loudonien ebenfalls wesentlich von allen anderen Halorrhageen unterscheiden. Das angewachsene Tragblatt findet sich sonst nur bei den Gunnereen.

Bei *Meziella* sitzen die kleinen ungestielten Blüten stets einzeln in den Achseln der sehr dicht gestellten scheinwirteligen Blätter.

2* Myriophylloideae.

Wie aus den oben gegebenen Ausführungen über die Gattung *Myriophyllum* hervorgeht, weichen hier die Blütenstände dadurch von den sonst verbreiteten Verhältnissen ab, daß in der Regel die Blüten einzeln in den Achseln der quirligen Blätter stehen. Daneben kommt jedoch auch die typische Stellung in $^2/_5$-Divergenz und die Ausbildung von Dichasien vor. Auf die abnorme Bildung der absteigend serialen Beisprosse unterhalb der Blüte erster Ordnung bei einigen sumpfbewohnenden Arten ist oben bereits gebührend hingewiesen.

b. Gunnereae.

Die *Gunnereae* zeigen einen in der Beziehung sehr einheitlichen Bau ihrer Inflorescenzen, daß bei ihnen die traubige resp. ährige Stellung aller Elemente streng durchgeführt ist. Auf die Ausbildung der Blütenstände bei den kleinen antarktischen Formen braucht nicht mehr im einzelnen eingegangen zu werden, da diese Arten bei Besprechung der Geschlechter-

verteilung bereits behandelt sind. Nur *G. magellanica* Lam. und *G. arenaria* Cheesem. zeigen eine nicht sehr wesentliche Abweichung.

In den unteren Regionen des Blütenstandes von *G. magellanica* Lam. fand ich die männlichen Blüten stets in fünf- bis siebenblütigen $^2/_5$-divergenten Trauben, die ihrerseits ebenfalls in Divergenz $^2/_5$ am Schafte angeordnet sind. Nach oben zu geht dieser zusammengesetzte Blütenstand in eine einfache Traube über. Bei jungen Blütenständen ist fast immer am Grunde der Traube ein der Auszweigung etwas angewachsenes und dadurch in die Höhe gerücktes Tragblatt zu finden. In der Achsel dieses Tragblattes seitlich verschoben stehen zwei sehr kleine lang zugespitzte schmal dreieckige Zipfelchen, deren morphologische Dignität an sich nicht klar ist, welche aber bei Vergleich mit den Laubblättern derselben Spezies ihre Erklärung finden; es sind außerordentlich reduzierte Ligulae, wie sie von Reinke[1]) für die Laubblätter zuerst angegeben worden sind.

Ein gleiches Auftreten von Ligularbildungen an den Brakteen wurde noch bei *G. arenaria* Cheesem. beobachtet, doch dürfte es fraglich sein, ob dies Vorkommen konstant ist.

Die Blütenstände der großen nicht antarktischen *Gunnera*-Arten sind stets reicher zusammengesetzt. An der Hauptspindel stehen in $^2/_5$-Divergenz meist sehr dicht die Partialinflorescenzen, die in den meisten Fällen Ähren mit Endblüte sind, deren Blüten ebenfalls in $^2/_5$-Divergenz sehr dicht der Achse ansitzen. Jede Partialinflorescenz wird von einem Tragblatt begleitet, die Einzelblüten entbehren jeglicher Hochblätter, wie das auch in der gesamten Literatur richtig angegeben wird. Nur Jonas[2]) teilt mit, er habe an einem der ihm »zahlreich zur Verfügung stehenden Zweige Blüten mit je einem Deckblatt, ähnlich dem von *Hippuris* gefunden. Dieser Zweig war die Spitze der Gesamtinflorescenz und trug nur zwitterige Blüten; die Untersuchungen an der lebenden Pflanze bestätigten mir dies auch, indem einzig und allein die Spitze der Gesamtinflorescenz Blüten mit je einem Deckblatt aufwies. . . . An der Basis des Zweiges sind die Deckblätter am größten . . ., nach der Spitze zu werden sie allmählich kleiner, bis schließlich nur noch eine schwache Andeutung davon vorhanden ist«. In den beiden letzten Sätzen liegt aber schon die Lösung des scheinbaren Widerspruches: Die Zahl der Blüten in den Partialinflorescenzen nimmt nach der Spitze der Spindel zu ab, so daß die Seitenähren am Ende des Blütenstandes eben aus nur einer Blüte bestehen. Dies Verhalten zeigt nicht nur die Jonas vorliegende *G. manicata* Linden, sondern auch mehr oder weniger alle anderen *Gunnera*-Arten.

---

1) Reinke l. c. p. 105.

2) Jonas l. c. p. 16.

II. Anatomische Charaktere der Halorrhagaceae.

Behufs Darstellung der anatomischen Verhältnisse der *Halorrhagaceae* wurden die umfangreichsten Untersuchungen über diese Familie angestellt. Alle mir zur Verfügung stehenden Spezies (und dies dürften jetzt wohl 75 % der überhaupt bekannten sein) wurden bezüglich ihrer Blatt- und Achsenstruktur untersucht.

Die Resultate dieser Bemühungen waren sehr geringfügig. Zu den bereits bekannten Familiencharakteren konnte nichts neues hinzugefügt werden; wertvoll dürfte allerdings die Bestätigung derselben an einem übergroßen Material sein. Dagegen gelang es nicht, schärfere anatomische Kennzeichen für Gattungen und Artengruppen aufzufinden, abgesehen davon, daß die bekannten anatomischen Unterschiede zwischen *Gunnereae* und *Halorrhageae* sowie der anatomische Charakter von *Loudonia* innerhalb der letzteren als durchgreifend anerkannt und bestätigt wurden.

Die Familiencharaktere der *Halorrhagaceae* sind folgende: Der oxalsaure Kalk ist stets in Drusenform ausgeschieden und findet sich fast bei allen Spezies ganz außerordentlich reichlich; es wurden nur sehr wenige Formen gefunden, bei welchen Drusen von Kalkoxalat in einzelnen Teilen der Pflanze scheinbar fehlten; in diesen Fällen konnte das Vorhandensein aber in anderen Pflanzenteilen nachgewiesen werden. So korrigieren sich auch die Angaben von Parmentier[1]), daß bei *Gunnera magellanica* Lam. und *G. lobata* Hook. f. kein Kalkoxalat vorhanden sei. Es ist richtig, daß hier in den Stolonen die Drusen fehlen oder sehr selten sind. Bei beiden Spezies aber sind dieselben sowohl in den Blattstielen wie in den Blattspreiten leicht zu finden und haben, nebenbei bemerkt, abnorme Größe. Auch bei *Myriophyllum spicatum* L., wo Parmentier[2]) mit Recht betont, daß im Blatt Oxalatdrusen fehlen, kommen dieselben, und zwar in sehr kleiner Form, im Stamm vor. *M. ternatum* Gaud. (= *M. elatinoides* Gaud.), welches von Parmentier als oxalatlos bezeichnet wird, ist tatsächlich durch die außerordentliche Seltenheit der Drusen charakterisiert und unter den verwandten Arten anatomisch nach diesem Merkmale leicht zu erkennen. Aber auch hier gelingt es bei andauerndem Suchen, die Drusen aufzufinden; somit macht auch diese Art keine Ausnahme von der Regel. — Bemerkenswert ist, daß diese Drusen sich stets durch einen großen Reichtum von Kristallen auszeichnen, und insbesondere, daß die Spitzen der Kristalle stets sehr lang und schmal sind. Auch die Kleinheit der Drusen ist in sehr vielen Fällen ein gutes Kennzeichen der Halorrhagaceen, doch geht sie nicht vollkommen durch, da insbesondere unter den *Gun-*

1) Parmentier, Recherches anatomiques et taxinomiques sur les Oenothéracées et les Haloragacées. Ann. Sc. nat. Sér. VIII. Tom. III. p. 107.

2) Parmentier l. c. p. 138.

nereae auch einzelne Formen vorhanden sind, bei welchen große Drusen vorliegen.

Die Gefäßdurchbrechungen der *Halorrhagaceae* sind stets einfach.

Innere Sekretorgane fehlen den Arten der Familie, doch ist sie ganz allgemein durch großen, ja häufig durch übergroßen Reichtum an Gerbstoff ausgezeichnet. Dieses massenhafte Vorkommen des Gerbstoffes ist nicht nur auf die Wasserformen beschränkt, sondern findet sich auch bei Landformen in gleicher Weise; es sei hier daran erinnert, daß die Stämme von *Gunnera chilensis* Lam. in Chile (als Palo Panguy) wegen ihres Gerbstoffgehaltes von 9,34 % Verwendung finden[1]).

Intraxyläres Phloem fehlt den *Halorrhagaceae* durchaus. Die Angaben von Parmentier[2]) über das Vorkommen von intraxylärem Phloem bei *Halorrhagis teucrioides* Schldl. und *Loudonia aurea* Lindl. und *L. Behrii* Schldl. wurden sorgfältigst nachgeprüft und ihre Unrichtigkeit nachgewiesen. Es ist keine Frage, daß Parmentier[3]) die reduzierten Vasalprimanen der primären Gefäßbündel für Phloem angesehen hat. Die von genanntem Autor gezeichneten Siebröhren gehören dem, gerade bei *Loudonia aurea* Lindl. getüpfelten, Mark an; auf Längsschnitten konnte keine Spur von Siebröhren nachgewiesen werden.

In keiner Weise kann Petersen[4]) beigepflichtet werden, welcher der Ansicht ist, man könne bei *Halorrhagis erecta* (Murr.) Schindler die an der Innenseite der Spiraltracheen befindlichen Gruppen freiwandiger Parenchymzellen, »wenn man will«, als rudimentären oder reduzierten Weichbast ansehen. Man ist bloß berechtigt, eine Zellgruppe als Phloem anzusprechen, wenn man in derselben Siebröhren nachweisen kann. Letztere sind hier nicht vorhanden, also kann man unter keinen Umständen diese Gruppen als intraxyläres Phloem ansehen.

Auch die Angaben von Schnegg[5]) über intraxyläres Phloem in jungen Ausläufern von *Gunnera* »*dentata* Kirk« (die Spezies dürfte, wie oben S. 21 bereits bemerkt, falsch bestimmt sein; es handelt sich wahrscheinlich um *G. microcarpa* Kirk oder *G. monoica* Raoul, was beim Fehlen der Blüten nicht sicher festzustellen ist) erscheinen nicht sicher. Wenn man das Vorhandensein von Siebröhren mit Siebplatten für den sicheren Nachweis von Phloem als ausschlaggebend ansieht, so ist intraxyläres Phloem bei der bezeichneten Spezies nicht vorhanden, da diese Elemente dort im Innern der Ausläuferstelle fehlen. Daß an den von Schnegg angegebenen

---

1) Vgl. Hartwich, Neue Drogen. IV. Palo Panguy. Öst. A. Ver. XXXIV. p. 645.

2) Parmentier l. c. p. 134 u. 135.

3) Parmentier l. c. Taf. V. Fig. 45.

4) Petersen, Über das Auftreten bicollateraler Gefäßbündel in verschiedenen Pflanzenfamilien und über den Wert derselben für die Systematik. Engl. Bot. Jahrb. III. 1882. p. 369. Anm.

5) Schnegg l. c. p. 189. fig. 15.

Stellen tatsächlich Gruppen zartwandiger Zellen liegen, ist richtig; sie aber bei dem Mangel charakteristischer Elemente für Siebteile anzusprechen, liegt nicht genügende Berechtigung vor.

Man könnte versucht sein, angesichts des anomalen Baues des Stammes von *Gunnera* auf das Vorkommen innerer Siebteile in den Stelen dieser Gattung geringeres Gewicht zu legen, allein es wird unten gezeigt werden, daß tatsächlich kein bedeutender Unterschied zwischen den geschlossenen Gefäßbündeln der Stämme wasserbewohnender Halorrhagaceen und den Stelen von *Gunnera* vorhanden ist. Andererseits wird sich aus den folgenden Untersuchungen ergeben, daß die normalen Holzkörper der landbewohnenden Halorrhagaceen sich gleichfalls in ihrer Bildung an den Bau der wasserbewohnenden Formen anschließen lassen. Dementsprechend hätte tatsächlich der Nachweis intraxylären Phloems in der Stele einer *Gunnera* beträchtliche systematische Bedeutung und würde den wesentlichsten anatomischen Unterschied zwischen den Halorrhagaceen und den Oenotheraceen (letztere mit intraxylärem Phloem) schwankend machen, wenn nicht durch Beobachtungen andersartige Entstehung solcher intraxylärer Phloeminseln nachgewiesen werden kann. Hier haben die Beobachtungen Merkers[1]) einzusetzen, welcher in sehr überzeugender und den Tatsachen bei sämtlichen *Gunnera*-Arten durchaus entsprechender Weise die Verhältnisse wie folgt erklärt:

Die Verwachsung einzelner Stränge »geht folgendermaßen vor sich. Das Kollenchym verläßt den zentralen Teil des Bündels, sprengt den Gefäßring und verwächst mit dem Kollenchym des zweiten Bündels, welches auf dieselbe Art und Weise seinen Gefäßring gesprengt hatte. Darauf verschmelzen die beiden Gefäßringe mit einander, und es entsteht wieder ein konzentrisches Bündel, in dessen zentralem Teil sich jetzt zwei Kollenchymgruppen befinden. Tritt an das letztere Bündel noch ein neues heran, so geht die Verwachsung auf die gleiche Weise vor sich, und es resultiert ein konzentrisches Bündel, welches drei Kollenchymgruppen besitzt. Je mehr Bündel mit einander verwachsen, desto mehr geht die Gestalt des neuen Bündels von einem Kreis zu einer Ellipse über und um so größer werden auch die Kollenchymgruppen.«

»Wie bereits nachgewiesen wurde, rollen sich alle Stränge, mit Ausnahme der feineren Blattstielnebenstränge, sobald sie in den Stamm eintreten, auf. Denkt man sich nun einen konzentrischen Strang gesprengt und aufgerollt, so erhält man eine Platte von kollateralen Strängen; legen sich zwei solcher Platten so aneinander, daß ihre Gefäße miteinander verwachsen, so resultiert ein bikollateraler Strang. Die Bildung von bikollateralen Strängen kann man sich auch dadurch erklären, daß zwei Stränge, von der Form der in Figur XXV wiedergegebenen, sich seitlich aneinander

---

1) Merker l. c. p. 222—224.

legen, die Siebteile auseinander weichen und die Gefäßgruppen mit einander verwachsen. Wiederholt sich dieser Prozeß öfter, so erhält man schließlich einen Kranz von bikollateralen Strängen, wie solche für den Ausläufer von *G. macrophylla* charakteristisch sind (Fig. XX). Nimmt man an, daß, während der Verwachsung zweier aufgerollter konzentrischer Bündel, mehrere geschlossene konzentrische Stränge dazwischen treten, so bilden sich bikollaterale Stränge, welche konzentrische Bündel eingeschlossen haben.«

Damit schließen sich auch die *Gunnereae* dem Typus der Halorrhagaceen an und entbehren echten intraxylären Phloems in der Bedeutung, welche man gewöhnlich mit dieser Bezeichnung verbindet.

Der weitere Charakter der *Halorrhagaceae* besteht in dem Fehlen eines besonderen Spaltöffnungstypus. Dabei ist zu bemerken, daß wenigstens für die *Halorrhageae* insofern eine besondere und typische Ausbildung der Spaltöffnungen vorhanden ist, als die Epidermiswände, welche auf die Schließzellen zulaufen, oder bei den *Gunnereae* die Schließzellumrahmung selbst, ganz außerordentlich dünnwandig zu sein pflegen und sich von den relativ dicken Wänden der übrigen Epidermiszellen gerade durch ihre Zartheit wesentlich unterscheiden. Das Bild, welches ein Flächenschnitt eines *Halorrhagis*-Blattes gewährt, ist stets sehr bezeichnend: Die Spaltöffnungen werden zunächst vollständig übersehen, und erst bei längerem Suchen erkennt man, daß etwas hyaliner erscheinende Felder die dünnen Nebenzellwände und Spaltöffnungswände enthalten. Stets werden durch diese dünnen Wände die letzten Teilungen, welche zur Spaltöffnungsbildung führten, auch beim ausgebildeten Blatt noch kenntlich gemacht.

Als weiterer Charakter der gesamten *Halorrhagaceae* sei hier die Tatsache angeführt, daß beide Seiten des Blattes Spaltöffnungen tragen, selbst bei den extremst landbewohnenden *Halorrhagis*-Arten (z. B. *H. erecta* (Murr.) Schindler, *H. exalata* F. v. M., *H. trigonocarpa* F. v. M., *H. laevis* Schindler nov. spec. ined., *H. tetragyna* [Labill.] Hook. f. und Verwandte, *H. confertifolia* F. v. M.) und den Loudonien, doch weichen die beiden letztgenannten Gruppen insofern ab, als bei ihnen die Spaltöffnungen auf der Oberseite sehr viel spärlicher und kleiner sind als auf der Unterseite und in manchen Fällen gar nicht mehr ausgebildet werden; aber die zu ihrer Anlage notwendigen Zellteilungen sind bei einigem Suchen stets noch zu finden.

Gleichfalls bezeichnend für die gesamte Familie ist die geringe Differenzierung, welche das Mesophyll aller Halorrhagaceen zeigt. Wo immer Pallisadengewebe vorhanden ist, ist dasselbe selten so deutlich und so stark entwickelt, insbesondere sind seine Zellen selten so in die Länge gestreckt, wie dies die Regel bei bifazialen dikotylen Blättern zu sein pflegt. Auch in dieser Hinsicht ist eine aufsteigende Entwicklung bei den extrem landbewohnenden Halorrhagaceen, insbesondere bei *Halorrhagis elata* A. Cunn. und *Loudonia* insofern zu beobachten, als bei diesen Palisaden-

gewebe vom Schwammgewebe deutlicher abgesetzt ist als bei den übrigen Vertretern der Familie.

Ein ferneres Merkmal der gesamten Familie in der Ausbildung ihres Blattgewebes ist, daß sklerenchymatische Elemente weder in der Gestaltung von Steinzellen, noch von Sklerenchymfasern in den Blättern vorkommen. Auch in den äußeren Teilen des Stengels sind Sklerenchymelemente außerordentlich selten. Als Charakter von *Loudonia* ist bekannt, daß unter der Epidermis in auf dem Querschnitt linsenförmigen Hervorragungen einreihige Bündel von prachtvoll ausgebildeten Sklerenchymfasern liegen. In der Innenrinde, und zwar im Phloem, kommen Sklerenchymfasern gleichfalls bei *Loudonia*, insbesondere bei *L. aurea* Lindl., sowie bei sehr wenigen *Halorrhagis*-Arten: *H. elata* A. Cunn., *H. rudis* Benth., *H. foliosa* Benth., *H. longifolia* Schindler nov. spec. ined. und *H. racemosa* Labill. vor. Steinzellen in der Rinde habe ich selbst niemals beobachtet, doch sei hier auf die Figur Parmentiers[1]) aufmerksam gemacht, welcher für *Halorrhagis depressa* (A. Cunn.) Walp. nicht nur eine steinzellartig verdickte Epidermis des Stammes, sondern einen ein- bis zweizellreihigen Steinzellring direkt unter der Epidermis zeichnet.

Hier muß irgend eine grobe Verwechslung vorliegen, denn die Stammbilder von *H. depressa* (A. Cunn.) Walp., welche mir vorliegen, sind so absolut different von den Zeichnungen und Angaben Parmentiers, daß irgend welche Vereinigung seiner Angaben und meiner Beobachtungen nicht möglich ist. Steinzellartige Epidermis habe ich bei keiner einzigen Halorrhagacee gefunden; auch steinzellartiges Hypoderm oder steinzellartig verdickte äußerste Lagen der Rinde sind mir niemals, trotzdem ich außerordentlich reichliche Materialien untersucht habe, vorgekommen.

Um so auffälliger muß es erscheinen, daß bei einer Stengelgalle unbekannten Erzeugers von *Myriophyllum ternatum* Gaud. spicularfaserartige Sklerenchymelemente gefunden wurden. Dies Vorkommen hat insofern ein theoretisches Interesse, als es beweist, daß hier durch den Eingriff des Tieres eine Zellform gebildet wird, welche weder bei derselben Pflanze, noch bei der Gattung *Myriophyllum*, noch überhaupt bei den gesamten Halorrhagaceen normalerweise vorkommt.

Endlich sei auf einen wenigstens für die Gruppe der Halorrhageen bezeichnenden, doch keineswegs ausnahmslosen Typus der Rindenbildung hingewiesen. Die Lufträume, welche die gesamte Mittelrinde der wasserbewohnenden Halorrhagaceen einnehmen, und dort durch ihre außerordentlich bedeutende Größe auffallen, fehlen auch der großen Mehrzahl der landbewohnenden *Halorrhagis*-Arten keineswegs, wenn sie auch in ihrer Größe reduziert sind und nicht mehr die regelmäßige Anordnung zeigen, wie sie z. B. von unseren einheimischen *Myriophyllum*-Stämmen ge-

---

1) Parmentier l. c. Taf. III. fig. 31.

nügend bekannt ist. Höchst bemerkenswert erscheint, daß bei einer extrem terrestrischen, aber zugleich halophytischen Art, der *Halorrhagis salsoloides* (Rchb.) Benth., die Lufträume in der Mittelrinde ebenso ausgebildet sind, wie bei den echten Wasserformen.

Ob diese in der Rinde der terrestrischen *Halorrhagis*-Arten zu findenden Lufträume die phylogenetische Deutung zulassen, daß auch diese Gattung von Wasserpflanzen abstammt, sei dahingestellt. Viel Verlockendes würde diese Folgerung haben. Hingewiesen sei auf die Angabe von Diels[1]), daß in Südwestaustralien die lehmigen Flächen sich zur Regenzeit mit einem dichten Teppich kleiner Annuellen, ähnlich wie sie bei uns auf ausgetrockneten Teichen oft massenhaft erscheinen, bedecken. Zu den gewöhnlichsten Gliedern dieser Gemeinschaft gehören auch die *Halorrhagis*-Arten. Ein Übergang vom Leben im Wasser zu dem in der Luft scheint also nach Diels' Beobachtungen auch bei der Mehrzahl der terrestrischen Formen dieser Gattung vorhanden zu sein.

Mit dem weiteren Vorschreiten der terrestrischen Lebensweise, wie sie sich bei *Halorrhagis Gossei* F. v. M., *H. pycnostachya* F. v. M., *H. foliosa* Benth. usw. und *Loudonia* findet, ist dann ein schließliches definitives Verschwinden der Lufträume in der Rinde verbunden. Bei den *Gunnereae* sind, wie bekannt, solche Lufträume nicht vorhanden.

Bei den großen Differenzen, welche zwischen dem Stammbaum der *Halorrhageae* und dem der *Gunnereae* (wenn auch öfters nur scheinbar) bestehen, ist es zweckmäßig, auch bei Behandlung der Anatomie die *Halorrhageae* und *Gunnereae* zu trennen.

A. Halorrhagideae.

Die anatomischen Charaktere der *Halorrhageae* stellen sich folgendermaßen dar:

Bei den *Myriophylloideae* sowie bei *Laurembergia* und *Meziella* ist stets ein Luftraumsystem in der Rinde vorhanden, welches auch den meisten *Halorrhagis*-Arten zukommt und nur wenigen fehlt. Die Gattung *Loudonia* ist ohne solche Lufträume.

Diese Lufträume in der Rinde gehen in ihrer Ausbildung nicht parallel mit Lufträumen im Mark. Im Gegenteil scheinen diese Systeme bei starker Ausbildung sich gegenseitig auszuschließen. Ein Unterschied zwischen *Myriophylloideae* und *Halorrhagoideae* außer *Meziella* ist in der Weise vorhanden, daß solche durch allmähliche Auflösung des Markes entstehende Lufträume den *Myriophylloideae* und *Meziella* durchaus fehlen, während sie bei den normalen *Halorrhagoideae* sehr weit verbreitet sind. In dieser Beziehung sind meine Untersuchungen leider infolge des Umstandes,

1) Diels, Über die pflanzengeographische Gliederung von West-Australien. Engl. Bot. Jahrb. XXXIII. Bd. 1903. 3. Heft. Beibl. Nr. 73. p. 6.

daß ich mit geliehenem Herbarmaterial, dessen Schonung Pflicht war, zu arbeiten hatte, und daß dementsprechend die mir zur Verfügung stehenden Untersuchungsobjekte nur sehr spärlich waren, nicht zu definitivem Abschluß gelangt. Um das Schwinden des Markes in der Achse nachzuweisen, genügt es selbstverständlich nicht, nur junge Pflanzenorgane zu schneiden, es müssen auch ältere Stengel der Untersuchung unterworfen werden. Wo dies nicht möglich war, finden sich selbstverständlich in meinen Notizen stets die Angaben »Mark geschlossen«, ohne daß ich in der Lage wäre, mit Sicherheit auszusagen, daß das Mark auch in älteren Stämmen wirklich ununterbrochen ist. Aus der Tatsache, daß bei den gesamten *Loudonia*-Arten, den höchst entwickelten terrestrischen Halorrhageen, das Mark schwindet, glaube ich aber den Schluß ziehen zu können, daß bei sämtlichen Halorrhageen, mit Ausnahme der typisch aquatischen *Meziella trifida* (Nees) Schindler, welche in jeder Beziehung den gleichen Bau des Zentralstranges wie *Myriophyllum* zeigt, mit der Zeit das Mark einem Auflösungsprozeß unterliegt. Spätere Untersuchungen werden in diesem Punkte noch einzusetzen haben.

Diese Verhältnisse sind offenbar absolut abhängig von dem die Pflanze umgebenden Medium[1]), anders kann es nicht erklärt werden, daß die genannte *Meziella trifida* (Nees) Schindler einen Bau der Blüten und insbesondere der Früchte, welcher sich an *Halorrhagis* anlehnt und von *Myriophyllum* bedeutend abweicht, und dabei den gleichen Stammbau zeigt, welcher für die *Myriophylloideae* charakteristisch ist.

Höchst gleichförmig und von derjenigen der *Gunnereae* typisch verschieden ist die Behaarung der *Halorrhageae*. Hier sei auf die Ausführungen von Parmentier[2]) hingewiesen, welcher zuerst den fundamentalen Unterschied zwischen mehrzelligen, aber einzellreihigen Deckhaaren der *Halorrhageae* einerseits, und den einzelligen Deckhaaren der *Gunnereae* andererseits betont hat.

Dabei ist natürlich in Betracht zu ziehen, daß auch hier wieder der Einfluß des Wassers auf die in ihm lebenden Pflanzen von größter Bedeutung ist. Im allgemeinen fehlen bei den Wasserpflanzen, selbst an den aus dem Wasser herausragenden Teilen derselben (*Myriophylloideae* und *Meziella*) Deckhaare vollständig, so daß natürlich deren Struktur nicht für die Unterscheidung des Tribus herangezogen werden kann. Aber in einem Falle wurden (bei *Myriophyllum laxum* Shuttl.) am Stamm Deckhaare gefunden, welche in jeder Beziehung denen der übrigen *Halorrhageae* glichen. Auf einer etwas angeschwollenen, dreimal so langen wie breiten Basalzelle saßen einreihig weitere ein bis zwei kleinere und schmalere Zellen. Dieser Fund ist ohne Zweifel systematisch-anatomisch von großer Bedeutung, da er die enge Zusammengehörigkeit der Haarbildungen der ge-

---

1) Vgl. auch Schenck l. c. und Göbel l. c.

2) Parmentier l. c. p. 100—101.

samten *Halorrhageae* im Gegensatz zu den *Gunnereae* beweist. Dabei ist es selbstverständlich von keiner Bedeutung, daß auch bei einigen *Halorrhagis*-Arten einzellige Haare vorkommen. Nicht nur bei *Halorrhagis erecta* (Murr.) Schindler[1]), sondern auch anderwärts wurden solche reichlich gefunden; Papillenbildungen der Epidermis, welche gerade bei den *Halorrhagis*-Arten sehr häufig vorhanden sind, bilden den Übergang zu derartigen Trichomen. Dieselben sind aber stets, trotz ihrer Einzelligkeit, durch ihre Kleinheit und spitz-kegelförmige Gestalt aufs wesentlichste von den einzelligen Deckhaaren der *Gunnera*-Arten verschieden, da letztere niemals in so kleiner Ausbildung vorhanden sind, sondern stets eine ziemlich beträchtliche Größe besitzen. Auch ist das Verhältnis von Membran- und Lumendurchmesser stets insofern ein wesentlich verschiedenes, als bei den bezeichneten einzelligen Haaren der Halorrhageen (ich möchte sie als unvollkommene mehrzellige bezeichnen) die Zellwände stets sehr dick sind, während das Lumen häufig beinahe vollständig verschwunden ist; bei *Gunnera* dagegen sind diese Haare stets dünnwandig: das Lumen übertrifft an Breite die Wände selbst um ein ganz Bedeutendes.

Ähnliche Differenzen, wie sie die Deckhaare aufweisen, sind bei den Drüsenhaaren der Halorrhagaceen nicht vorhanden. Hier muß mit Nachdruck zunächst darauf hingewiesen werden, daß Schildhaare, wie sie bei *Hippuris* und *Callitriche* verbreitet sind, den Halorrhagaceen absolut fehlen. Nur scheinbar sind gewisse unten zu besprechende Drüsengebilde bei *Gunnera* den genannten Schildhaaren ähnlich, nämlich soweit der Vertikaldurchschnitt derselben in Frage kommt. Aber die Differenz ist eine gewaltige, wenn man bedenkt, daß sämtliche Drüsenhaare der Halorrhagaceen von der Basis auf mehrzellig sind, also stets in ihrer ganzen Erstreckung Zellkörper darstellen, während die Schildhaare der bezeichneten Gattungen auf einzelligen Stielen sitzen und sich dementsprechend von den ähnlichen Gebilden der Halorrhagaceen fundamental unterscheiden.

Von Uhlworm[2]) werden die Trichome von *Gunnera* abgehandelt. Derselbe unterscheidet vier Formen, deren eine bereits oben als Deckhaare von mir erwähnt wurde; eine weitere Form, welche sich dadurch charakterisiert, daß die Haare aus einer Epidermiszelle entspringen, welche sich zunächst in Quadranten teilt und dann nach oben einen Zellkörper liefert, ist bei den Halorrhagaceen weiter verbreitet. Diese Haarform findet sich bei den *Gunnereae* selbst in zwei Typen: einmal kann die Teilung der Haarmutterzelle nach der Quadrantenteilung innehalten, dann entstehen regelmäßig-vierzellreihige zylindrische, meist weiche, gebogene Haare; oder aber die Teilung der Mutterzelle geht noch weiter, dann bilden sich

1) Solereder l. c. p. 380.

2) Uhlworm, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Trichome. Diss. Leipzig 1873. Sp. 16—20.

die den *Gunnereae* und *Halorrhageae* gemeinsamen Trichome, wie sie sich bei *Gunnera* meist nur als Lacinienzipfel (also an den Spitzen der Blattzähne usw., cf. pag. 45) finden, während sie bei den *Halorrhagideae* größere Verbreitung haben. Bereits oben wurde bei Behandlung der hypothetischen Stipulae und Stipellae der Halorrhageen ausgeführt, daß es sich bei diesen Gebilden um Trichome handle. Diese Trichome sind es, welche wenigstens bei allen wasserbewohnenden *Halorrhageae* und zugleich bei *Gunnera* vorhanden sind. Sie stellen im Typus vielzellreihige, nach oben zu zwei- bis einzellreihige, lanzettliche oder keulenförmige Gebilde dar, welche schon von Vöchting[1]) abgebildet werden. Bei *Gunnera* nehmen sie häufig die unter dem Namen »Kolleteren« bekannte Form an, d. h. sie verbreitern sich von Anfang an an der Basis, indem sie einige der umliegenden Zellen zu ihrer Bildung mit heranziehen und dann eine stumpfkegelförmige oder kugelförmige oder halbkugelige Gestalt annehmen, wie sie von Uhlworm[2]), Reinke[3]) und Merker[4]) abgebildet und beschrieben werden. Bei *Loudonia* allein wurden diese Gebilde nicht gefunden, im übrigen sind sie, insbesondere in den Buchten gesägter Blätter oder an den Trennungsstellen der Zipfel eingeschnittener Blätter schon mit der Lupe als kleinste Zipfelchen oder Pünktchen sichtbar; sie stellen ohne Zweifel einen wesentlichen Charakter der Halorrhagaceen dar.

Ob ein weiterer, besonders von Reinke und Uhlworm behandelter Trichomtypus der *Gunnereae*, nämlich die vielzelligen stachelartigen Emergenzen auf Blattstiel und Rippen der Blätter einiger großer, zur Verwandtschaft der *G. chilensis* Lam. gehörigen Arten, in abgeänderter Form weitere Verbreitung bei den Halorrhagaceen besitzt, sei dahingestellt. Zunächst fehlen diese Emergenzen der Mehrzahl der Gunnereen selbst; man wende nicht ein, daß diese Stacheln sich als Periblemstacheln in besonderer Weise charakterisierten; dies ist richtig bei starker Ausbildung dieser Organe; es tritt besonders hervor, wenn man die größten Stacheln bei *G. chilensis* schneidet und untersucht. Je kleinere Objekte man aber bei der genannten Art der Betrachtung unterwirft, um so weniger nimmt das Rindengewebe an der Bildung derselben teil, und es sind alle Übergänge zwischen Periblemstacheln und epidermalen Trichomen mit Leichtigkeit aufzufinden.

Typische Periblememergenzen sind auch bei den übrigen Halorrhagaceen außerordentlich selten. Sie konnten allein bei *Halorrhagis exalata* F. v. M. gefunden werden, wo sie derbe umgekehrt flaschenförmige Knöpfe an der Epidermis des Stammes bilden und keineswegs häufig sind. Dem gleichen Typus, nur mit der Einschränkung, daß es sich um rein epidermale Gebilde handelt, dürften die brombeerförmigen vielzelligen Trichome

1) Vöchting l. c. Taf. VII. Fig. 30 u. 31.

2) Uhlworm l. c. Sp. 16—17,

3) Reinke l. c. p. 75.

4) Merker l. c. p. 276 und Taf. IX. Fig. 27—29.

angehören, welche gleichfalls bei einer Anzahl von (terrestrischen) *Halorrhagis*-Arten (*H. confertifolia* F. v. M., *H. elata* A. Cunn., *H. exalata* F. v. M.) reichlich vorhanden sind, deren weitere Verbreitung in der Familie aber zweifelhaft erscheint.

Andere systematisch verwertbare anatomische Merkmale bei den Halorrhageen sind ferner: Zunächst die Art und Weise, wie bei sämtlichen Gattungen die Kalkoxalatdrusen an den Intercellularräumen angeordnet sind. Bekannt genug sind diese Verhältnisse von *Myriophyllum*, wo sie zuerst von Vöchting[1]) bezüglich ihrer Entstehung genauer beobachtet wurden. Die Oxalatdrusen werden dort in kleinen und sehr dünnwandigen Zellen gebildet; sie füllen zunächst die gesamte Zelle aus und durchbrechen dann mit ihren Spitzen die dünnen Zellwände, welche aber nicht resorbiert werden. Dadurch erregt es den Anschein, als ob die Oxalatdrusen entweder überhaupt nicht in Zellen lägen, oder als ob sie auf kleinen tonnenförmigen Stielen ständen.

Die gleiche Art und Weise der Ausbildung ist beobachtet bei allen Arten von *Laurembergia, Proserpinaca, Meziella* und bei *Halorrhagis* bloß dort, wo größere Intercellularräume in der Rinde sich finden (z. B. bei *H. diffusa* Diels, *H. glauca* Lindl., *H. Brownii* (Hook. f.) Schindler, *H. breviloba* Schindler nov. spec. ined., *H. salsoloides* (Rchb.) Benth., *H. heterophylla* Brongn., *H. hexandra* F. v. M., *H. micrantha* (Thunb.) R. Br., *H. digyna* Labill. var. *mucronata* (Nees) Schindler, *H. nodulosa* (Nees) Walp., *H. coronopifolia* Schindler nov. spec. ined.

Die Verteilung des Kalkoxalats im Mark der Stämme scheint gleichfalls systematische Bedeutung zu besitzen, doch finden sich hier so viel Ausnahmen, daß dieses Merkmal nur mit Vorsicht benutzt werden darf:

Allein bei *Myriophyllum* und *Meziella* kommt Kalkoxalat im Mark des Zentralstranges niemals vor. Auch bei *Loudonia* wurden Drusen von Kalkoxalat im Mark lange vergeblich gesucht, bis sie bei einem Exemplar von *Loudonia aurea* Lindl.[2]) aufgefunden werden konnten. So ist also der Drusenmangel im Mark kein Gattungscharakter für *Loudonia*.

Noch weniger ist er dies bei *Laurembergia*, wo Drusen gleichfalls im allgemeinen fehlen, aber bei *L. villosa* Schindler nov. spec. ined., *L. repens* Berg, *L. tetrandra* (Schott) Kanitz vorhanden sind.

Bei *Proserpinaca* ist stets Kalkoxalat in Drusenform im Mark vorhanden; *Halorrhagis* stellt sich so, daß von den untersuchten Arten 32 Drusen im Mark besitzen, 13 dagegen derselben entbehren. Diese 13 Arten sind: *H. breviloba* Schindler nov. spec. ined., *H. Brownii* (Hook. f.) Schindler, *H. salsoloides* (Rchb.) Benth. *H. scabra* (Koen.) Benth., *H. tenuifolia* Benth., *H. Gossei* F. v. M., *H. hexandra* F. v. M., *H. pyc-*

---

1) Vöchting l. c. p. 14. Taf. VII. Fig. 29.

2) leg. Diels n. 2474.

nostachya F. v. M., *H. heterophylla* Brongn., *H. diffusa* Diels, *H. longifolia* Schindler nov. spec. ined., *H. micrantha* (Thunb.) R. Br.. *H. nodulosa* (Nees) Walp. Diese Spezies bilden keine systematische Einheit, so daß die Bedeutung des Kalkoxalates im Mark keine Möglichkeit für systematische Verwendung bei *Halorrhagis* bietet.

Zum Schluß ist aufzuführen, daß bei sämtlichen *Loudonia*-Arten, sowie bei *Halorrhagis teucrioides* (P. DC.) Schldl., *H. longifolia* Schindler nov. spec. ined., *H. rotundifolia* Benth., *H. micrantha* (Thunb.) R. Br., *H. hexandra* F. v. M. und *H. racemosa* Labill. getüpfeltes Mark vorhanden ist. Systematische Bedeutung hat dies Vorkommen, wie es scheint, ebenfalls nicht.

B. Gunnereae.

Der wesentlichste anatomische Charakter der *Gunnereae* ist der anomale Bau ihres Stammes, welcher zu einer ausgedehnten Literatur Veranlassung gegeben hat. Es kann hier nicht meine Absicht sein, bis ins einzelne diese teilweise, sich nicht durch besondere Klarheit auszeichnenden Darstellungen zu reproduzieren oder die einzelnen Angaben in denselben zu bekräftigen resp. zu bestreiten, es genüge die Beschreibung und Verarbeitung der Verhältnisse, wie ich dieselben selbst gefunden habe.

Die Stämme sämtlicher größerer *Gunnera*-Arten besitzen keinen Gefäßbündelring, resp. keinen durch Dickenwachstum entstandenen Holzkörper, sondern werden nach Art der Farnstämme und Selaginellen durchzogen von einem Netz von Gefäßbündeln. Diese sind nach den Untersuchungen Reinkes[1]) keine stammeigenen Stränge, sondern als Blattspurstränge, resp. Stränge der Wurzeln, Drüsenorgane und Inflorescenzen und deren Kommissuren aufzufassen. Ihre Struktur hat Van Tieghem und Douliot[2]) zur Aufstellung des »Stelen«-Begriffes geführt. Van Tieghem versteht unter »Stele« den Gefäßbündelring der normalen Dikotylenachse, samt dem von ihm eingeschlossenen Markkörper. In diesem Sinne ist die Dikotylenachse monostelisch gebaut. Polystelisch ist eine Achse dann, wenn auf dem Querschnitt mehrere Stelen zu sehen sind. Diese Definition der Stele schließt klarerweise das geschlossene Gefäßbündel nicht aus. Es ist dementsprechend nicht recht ersichtlich, weswegen Van Tieghem und Douliot mit so großer Energie die Ansicht Reinkes[3]), daß wir es bei den Gefäßbündeln von *Gunnera* mit geschlossenen Gefäßbündeln zu tun hätten, bekämpfen. Tatsächlich sind die Gefäßbündel im Stamm von *Gunnera* nichts anderes als geschlossene, mit einer Endodermis umgebene. Dieselben stellen sich, wie folgt, dar:

---

1) Reinke l. c. p. 68.

2) Van Tieghem und Douliot, Sur la polystélie. Ann. d. sc. nat. Série VII. Tom. III. p. 309, 310.

3) Reinke l. c. p. 116.

Unter der bei der übergroßen Anzahl von Spezies ganz außerordentlich undeutlichen Endodermis findet sich ein Pericykel, welches von ein bis zwei Reihen dünnwandiger oder bei den kleinen Formen manchmal dickwandiger, ja selbst kollenchymatischer Zellen gebildet wird. Darauf folgen peripherisch und von einander durch mehr oder weniger weite Zwischenräume getrennt Phloemgruppen. Bezüglich der Anordnung dieser Siebteile, resp. der genaueren Bestimmung der Gesetzmäßigkeit ihrer Lage sind die großen Arten, insbesondere *Gunnereae chilensis* Lam. und *G. perpensa* L. keine günstigen Objekte. Bei ihnen kann es häufig scheinen, als ob diese Phloemgruppen weiter innen lägen als die äußersten Tracheen der gleich zu besprechenden Xylemgruppen, so daß dadurch der Anschein eines radiären, direkt mit den radiären Gefäßbündeln der Wurzeln vergleichbaren Baues sich ergibt. Die Abbildung bei Solereder[1]) stellt trotz ihrer schematischen Ausführung die Verhältnisse, wie sie bei *G. chilensis* Lam., vorliegen, klar und richtig dar. Um sich aber ein zutreffendes Bild von der wirklichen Lage dieser Phloemgruppen machen zu können, ist es notwendig, auf die Gefäßbündel der kleinen Arten, so z. B. der *G. densiflora* Hook. f.[2]) oder der *G. Hamiltonii* Kirk[3]) oder der *G. lobata* Hook. f.[4]) oder auch der *G. macrophylla* Blume[5]) größeres Gewicht zu legen. Hier tritt überall und unzweideutig die Erscheinung hervor, daß das Phloem weiter nach außen liegt als die äußersten Teile des Xylems.

Im Innern der in ihrer Zahl außerordentlich wechselnden, bei den großen Arten in geringer Anzahl, bei den kleinen dagegen sehr reichlich vorhandenen Phloemgruppen finden sich Tracheen, und zwar wieder bei den kleinen, typischen Formen nicht in auffälligere Bündel geordnet, sondern in einem Ring zerstreut dem Grundgewebe eingelagert. Nur bei genauerer Betrachtung ist es möglich, auch bei den kleineren Arten Vasalprimanen aufzufinden und mit ihrer Hilfe eine Anordnung der zerstreuten Tracheen in distinktere Bündel vorzunehmen. Bei den größeren Arten, insbesondere wieder bei *G. chilensis* Lam., pflegen die Tracheen deutlicher zu Bündeln zusammenzuliegen, welche häufig direkt speichenartig hier nach außen zwischen die Phloemgruppen eingreifen und, wie oben bemerkt, im Verein mit der Lagerung der letzteren das Aussehen eines radiären Bündels gewähren.

Im Innern des Gefäßbündels ist beinahe stets ein deutliches Mark vorhanden. Es ist unverständlich, wie Van Tieghem[6]) angeben kann, daß für

1) Solereder l. c. p. 383. Fig. 37.

2) Gut gezeichnet bei Schnegg l. c. p. 190. Fig. 16.

3) Schnegg l. c. p. 191. Fig. 17.

4) Schnegg l. c. d. 192. Fig. 18.

5) Merker l. c. Taf. VIII. Fig. 18.

6) Van Tieghem und Douliot l. c. p. 310.

gewöhnlich im Zentrum der Stele sich kein Mark finde. Alle großen Stelen, sowohl im Stamm wie im Ausläufer, wie im Blattstiel von *Gunnera*, haben Mark, wobei dieses Mark in seiner Struktur stets der parenchymatischen Hülle der Stele gleichgestaltet ist. Unter dieser parenchymatischen Hülle verstehe ich die direkte Umhüllung der Gefäßbündel, also nicht das Grundgewebe des Stammes. Die Zellen des Markes wie der Hülle sind bei den allermeisten Formen dünnwandig und oft noch bei getrocknetem Material vollkommen isodiametrisch, nur bei den beiden südamerikanisch-antarktischen Arten *G. magellanica* Lam. und *G. lobata* Hook. f. sind die Zellen dickwandig und verbogen-zusammengedrückt. In diesem Mark kommen für gewöhnlich keine Tracheen vor. Das, was Schnegg[1]) als reduzierte und zusammengedrückte Vasalprimanen im Blattstiel-Hauptstrang von *G.* »*dentata* Kirk« gezeichnet und beschrieben hat, habe ich bei Untersuchung des gleichen Materials wohl gefunden, bin aber zu anderer Deutung gezwungen. Es handelt sich hier wohl um dickwandige Kollenchymzellen, wie sie im Mark der *Gunnera*-Gefäßbündel außerordentlich häufig sind. Wären diese Zellen Gefäßprimanen, so würde der besonders reichliche Inhalt derselben, welcher von Schnegg nicht gezeichnet wurde, unverständlich sein, insbesondere deswegen, weil alle deutlich als Tracheen kenntlichen Röhren absolut inhaltsleer sind. Sind die betreffenden Bestandteile des Markes aber Kollenchymzellen, so schließen sie sich mit ihrem besonders stark vorhandenen Inhalt ohne weiteres an die übrigen Zellen des Markes an. Der Längsschnitt spricht nicht gegen diese Auffassung.

Etwas anders steht es mit den Blattstielnebensträngen von *Gunnera*, wo tatsächlich das Mark vielfach soweit geschwunden ist, daß sein strikter Nachweis schwierig wird. Aber auch hier[2]) handelt es sich um Interpretation des Wesens einiger weniger Zellen im Zentrum des Gefäßbündels· Werden dieselben für Mark angesprochen, wogegen kein triftiger Grund vorgebracht werden kann, so unterscheiden sich diese sehr reduzierten und kleinen Stränge nur dadurch von den Hauptsträngen, daß die Gefäßteile unilateral ausgebildet sind. Eine derartige Asymmetrie kann angesichts der seitlichen Lage dieser Nebenstränge in den Kanten des Blattstieles nicht verwundern.

Vollkommen identisch mit diesen Blattstielnebensträngen sind die gleichfalls asymmetrisch gebauten Hauptgefäßbündel der Blätter von *Myriophyllum*[3]). Auch hier liegt ein sehr reduziertes Mark in der Mitte des Bündels, nach oben eine Gruppe von Tracheen, nach unten eine in mehrere Teile zerlegte und breitere Phloemgruppe. Ein Unterschied gegenüber den Blattstielnebensträngen von *Gunnera* könnte höchstens darin gefunden

---

1) Schnegg l. c. p. 177. Fig. 6.

2) Vgl. z. B. Schnegg l. c. p. 174. Fig. 4.

3) Vgl. Vöchting l. c. Taf. VII. Fig. 26.

werden, daß das Phloem bei *Myriophyllum* in der Masse das Xylem übertrifft; doch findet sich hierfür die einfache Erklärung, daß die Wasserpflanze *Myriophyllum* kein so großes Bedürfnis der Wasserleitung besitzt wie die Landpflanze *Gunnera*, daß dementsprechend überhaupt die wasserleitenden Elemente (Tracheen) hier aufs äußerste reduziert sind.

Die Erklärung der Einzelstele von *Gunnera* ergibt sich ohne alle Schwierigkeit aus dem Vergleich mit dem Zentralstrang von *Myriophyllum* und der Achse von *Halorrhagis*. Bei der letztgenannten landbewohnenden Gattung liegt ein normaler Dikotylenstamm vor, welcher im Innern Mark, weiter nach außen einen Gefäßbündelring und darum Rinde besitzt. Der Gefäßbündelring entsteht in normaler Weise aus vier bis sechs primären Gefäßbündeln, welche mit durchaus normalem Kambium in typischer Weise in die Dicke wachsen. Diese Verhältnisse schließen sich bis auf das Fehlen des intraxylären Phloems direkt den Oenotheraceen an.

Ein fundamentaler Unterschied zwischen diesem Stammbau und dem der Wasserpflanze *Myriophyllum* ist nicht vorhanden. Als klassisch und meiner Erklärung zu Grunde zu legen, sei hier auf Vöchtings Figuren[1]) hingewiesen. Auch hier liegt eine Stele vor, welche sich in nichts von den Stelen, insbesondere der Ausläufer der kleinen *Gunnera*-Arten unterscheidet. Die Endodermis ist vorhanden, das Pericykel unter derselben ist einschichtig. Xylemgruppen liegen meist in Achtzahl vor. Im Innern des Phloems sind zerstreute Gefäße vorhanden; das Zentrum des Stammes wird von einem Mark eingenommen.

Die Anlehnung an *Halorrhagis* wird klarerweise dadurch bewirkt, daß zwischen Xylem- und Phloemgruppen ein rudimentäres, aber von mir in besserer Ausbildung nicht selten angetroffenes Kambium sich einschiebt. Bei der zitierten Fig. 16 von Vöchting besteht dasselbe aus wenigen andeutungsweise tangentialen Teilungen der Zellen vor den äußersten Gefäßen; bei Luftsprossen der großen *Myriophyllum*-Arten setzt sich dies rudimentäre Kambium, ohne wirklich zu Dickenwachstum zu führen, rings um den ganzen Holzkörper fort. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß dies funktionslos gewordene Kambium phylogenetische Bedeutung besitzt und uns anzeigt, daß die Wasserpflanze *Myriophyllum*, welche als einjähriges krautiges Gewächs des Dickenwachstums entbehrt, von einer Landpflanze abstammt, welche normales Dickenwachstum besaß. Damit werden die zerstreuten Tracheen im Innern des rudimentären Kambiumringes ebenso wie die zerstreuten Phloemgruppen außerhalb desselben als theoretisch geschlossene, nur durch sehr breite und unregelmäßig verlaufende Markstrahlen in ihre einzelnen Gruppen getrennte, Siebteile außen und Holzteile innen aufzufassen sein.

---

1) Vöchting l. c. Taf. I. Fig. 2 und Taf. III. Fig. 16.

Daß Vöchting, und vor ihm Sanio[1]) und Magnus[2]) eine zentrale Anlage der Vasalprimanen beschrieben haben, steht mit meiner Ausführung nicht in unlösbarem Widerspruch. Man bedenke, daß es sich bei *Myriophyllum* nicht um eine Land-, sondern um eine Wasserpflanze handelt, daß dementsprechend hier andere mechanische Inanspruchnahmeverhältnisse für den Stamm vorliegen, als sie bei einer biegungsfest gebauten Landpflanze vorhanden sein müssen. *Myriophyllum* ist auf Zugfestigkeit konstruiert. Die oberen sehr rasch wachsenden und bereits ihre definitive Länge erreichenden Internodien entbehren außer diesen Vasalprimanen jedes mechanischen Gewebes, sogar des Kollenchyms. In etwas abnormer Weise wird ohne allen Zweifel die Funktion der mechanischen Elemente, welche nach den Gesetzen der Zugfestigkeit möglichst weit nach innen gelegt werden müssen, von den Vasalprimanen ausgeübt. Daher ihre zentrale Entstehung. Erst später, wenn die größeren Gefäße bereits ausgebildet sind, werden die Vasalprimanen überflüssig und verschwinden, so daß bei älteren Stämmen von ihnen überhaupt nichts mehr zu sehen ist.

Man könnte nach diesen Untersuchungen geneigt sein, den Zentralstrang von *Myriophyllum* für ein einzelnes radiäres Gefäßbündel zu halten und es mit den Gefäßbündeln der Wurzeln zu identifizieren, doch widerspricht dem die Tatsache, daß die innersten Gefäße die erstangelegten sind und nicht die äußeren, wie dies beim radiären Gefäßbündel der Fall ist.

Daß es sich bei derartigen zentralen Anlagen langgestreckter und für mechanische Inanspruchnahme in Betracht kommender Gewebeelemente bei *Myriophyllum* nicht um in der Familie ohne Analogie dastehende Fälle handelt, geht daraus hervor, daß auch bei den schwanken und gleichfalls zugfest gebauten Ausläufern der kleinen *Gunnera*-Arten häufig gerade im Zentrum des Markes langgestreckte in ihrer definitiven Ausdehnung sklerenchymfaserartige Zellen manchmal in große Bündel vereinigt vorhanden sind (z. B. bei *G. magellanica* Lam. und *G. lobata* Hook. f.).

Über die Erklärung der Stele der *Gunnera*-Arten hat bereits Scott[3]) das entscheidende Wort ausgesprochen: Die polystelen *Gunnera*-Arten waren ursprünglich nichts anderes als Wasserpflanzen, welche als solche das kambiale Dickenwachstum verloren haben, sowie es nach meinen Untersuchungen der Übergang von *Halorrhagis* zu *Myriophyllum* handgreiflich zeigt. Viele *Myriophyllum*-Arten, insbesondere die kleinen, z. B. *M. tenellum* Bigel., *M. pedunculatum* Hook. f., *M. Muelleri* Sond., entbehren dann des Kambiums vollständig. Sie sind als die weitest reduzierten Formen

1) Sanio, Einige Bemerkungen in betreff meiner über Gefäßbündelbildung geäußerten Ansichten. Bot. Ztg. XXIII. Jahrg. 1865. p. 186.

2) Magnus l. c.

3) Scott, Origin of Polystely in Dicotyledons. Ann. Bot.; vol. V. London 1890—1891. p. 514—517.

der Gattung anzusehen. Von derartig reduzierten Wasserformen aus haben sich die *Gunnereae* abgezweigt. Die Stele sowohl des Keimlings von *Gunnera chilensis* Lam. wie des Ausläufers der kleinen antarktischen *Gunnera*-Arten ist in nichts verschieden von dem nachweisbar von einem normal in die Dicke wachsenden Holzkörper abstammenden Zentralstrang von *Myriophyllum*. Unterscheidbar sind solche Zentralstränge von *Gunnera* von denjenigen von *Myriophyllum* erst, wenn man das Rindengewebe in Betracht zieht, welches bei den im Wasser lebenden *Myriophyllum*-Arten mit den typischen Luftlücken versehen ist, während diese den landbewohnenden *Gunnera*-Arten fehlen.

Der polystele Bau von *Gunnera* findet dann seine Erklärung in der Weise, daß der des Dickenwachstums entbehrende Zentralstrang nicht mehr für die Versorgung der beim Landleben gebildeten reichlichen Gewebemassen genügt. Da er sein kambiales Dickenwachstum verloren hat, muß er durch Teilung sein Volum vergrößern; die Kommunikation der Saftleitung wird hergestellt durch Anastomosen und Verschmelzungen der einzelnen Stränge.

Gleiche Ursache, nämlich Abstammung von Wasserpflanzen, dürfte der Grund zu allem polystelen Bau sein, wobei es dahingestellt sein mag, ob bei den Farnen, Selaginellen, und Monokotylen die »Stelen« von ursprünglich mit Dickenwachstum versehenen Gefäßbündelsträngen abstammen. Dies ist jedenfalls bei den *Gunnereae* der Fall. In gleicher Lage dürften auch die abnorm gebauten Stämme der *Primula*-Arten aus der Sektion *Auricula* sowie von *Nymphaea* sein.

Es hat keinen Zweck, mit dem Wort »polystelisch« die Erklärung einer Erscheinung zu umgehen, wichtiger scheint mir zu sein, den Zusammenhang dieser abnormen bei dem polystelischen Bau von *Gunnera* klar liegenden Verhältnisse auf phylogenetischem Wege zu suchen.

Die letzte hier zu behandelnde anatomische Eigentümlichkeit der *Gunnereae* wird dargestellt durch secernierende Organe, welche an allen oberirdischen Achsenteilen der Pflanze vorhanden sind und in ihrer Ausbildung die Funktion sehr großer schleimabsondernder Drüsen besitzen, bezüglich ihrer Entwicklungsgeschichte aber von allem abweichen, was wir sonst an Drüsengebilden, d. h. an Trichomen kennen. Auf diese höchst bemerkenswerten Bildungen (Stammdrüsen) hat zuerst Reinke[1]) hingewiesen. Er fand sie bei *G. chilensis* Lam., hauptsächlich am Stamm von der Keimpflanze an bis zur jüngsten Blattanlage der größten Exemplare und bildet sie auf Taf. VII in Fig. 46—49 ab.

Sie sind bei allen *Gunnera*-Arten vorhanden; wo sie seltener vorkommen, treten sie an den Blattbasen wenigstens in Dreizahl, eine vor der

---

1) Reinke l. c. p. 87—92.

Mitte und je eine an den Kanten, auf. Ihre Bedeutung als schleimabsondernde und durch das stark gerbstoffhaltige Sekret die jungen Pflanzenorgane schützende Gebilde ist nicht zweifelhaft; die biologische Anpassung der Absonderung gerbstoffhaltigen und in unverquollenem Zustand für Wasser schwer durchdringlichen Schleimes ist ein weiterer Beweis für die Abstammung von *Gunnera* von wasserbewohnenden Formen.

Bezüglich ihrer Entwicklungsgeschichte und Struktur konnten lediglich die Untersuchungen von Reinke[1]) und Merker[2]) bestätigt werden, welche fanden, daß diese Gebilde endogen als große Zellkörper entstehen, bei weiterem Wachstum die Epidermis sprengen und nach vollendeter Funktion resorbiert werden, wobei ihr Gewebe durch nicht von dem übrigen unterscheidbares parenchymatisches Gewebe ersetzt wird. Nach der höchst typischen Anlage dieser Organe kann es sich bloß um metamorphosierte Adventivwurzeln handeln, wenn auch derartig ausgebildete Adventivwurzeln bei keiner anderen Pflanzengruppe bekannt geworden sind.

Daß in dem Schleim dieser Organe während ihrer Funktion Blaualgen sich einnisten und nach der Resorption der Drüse in dem sekundär entstandenen Parenchym der Stammrinde sich finden, ist bekannt. Reinke[3]) hat die *Nostoc*-Form, welche für gewöhnlich bei *Gunnera* sich findet als *Nostoc Gunnerae* Reinke beschrieben, Bengt Jönsson[4]) hat sie mit *Nostoc punctiforme* (Kütz) P. Hariot identifiziert. Doch zeigt die Beobachtung von Jönsson, daß auch ein *Chroococcus* an Stelle von *Nostoc* treten kann, so daß, wie es scheint, beliebige im Nährsubstrat vorhandene Chroococcaceen, soweit sie zu einer parasitischen Lebensweise befähigt sind, in den Stämmen von *Gunnera* vorkommen können. Es müßte dementsprechend wohl nochmals an frischem Material nachgeprüft werden, ob tatsächlich alle *Gunnera*-Arten von *Nostoc punctiforme* (Kütz) P. Hariot befallen sind, oder ob vielleicht doch verschiedene Spezies als Endophyten hier in Frage kommen könnten.

2. Abschnitt: Hippuridaceae.

I. Morphologie der Hippuridaceae.

A. Diagrammatische Verhältnisse der Hippuridaceae und Ausbildung der Blütenteile.

Die Familie der *Hippuridaceae* enthält nur die eine Gattung *Hippuris* mit den beiden Spezies *H. vulgaris* L. und *H. montana* Ledeb.

---

1) Reinke l. c. p. 88.

2) Merker l. c. p. 226—227.

3) Reinke l. c. p. 96.

4) Bengt Jönsson, Studier öfver algparasitism hos *Gunnera* L. Bot. Notiser 1894. p. 1—20.

Das einfache Diagramm ist von Eichler[1]) abgebildet und zeigt die einzelne Blüte in der Achsel eines Laubblattes sitzend, ohne eine Spur von Vorblättern. Der Kelch ist ein reduzierter Hautsaum auf dem oberen Rande des Receptaculums und von diesem nicht abgesetzt. Differenzierungen einzelner Kelchzipfel sind nicht vorhanden, der Saum ist unregelmäßig ganz schwach zwei- bis viermal eingebuchtet. Nach innen zu, noch auf dem Rande des Receptaculums, steht median, von der Achse abgewendet ein Staubgefäß mit kürzerem oder längerem, starkem Filament und kurzer eiförmiger introrser Anthere. Das Filament sitzt der Anthere an der Basis etwas nach dem Rücken zu an, das Konnektiv ist meist ein wenig über die Staubbeutel hinaus verlängert.

Der Pollen gleicht, was Gestalt und Verteilung seiner sechs Poren betrifft, dem oben beschriebenen der *Halorrhageae*, doch unterscheidet er sich wesentlich durch die ganz außerordentlich dünne Exine.

Die Blüten sind der Bestäubung durch den Wind angepaßt, ebenso wie bei den *Halorrhagaceae*, doch sind die Geschlechtsorgane homogam, so daß die Anthere jeder Blüte ihre eigene Narbe und die der darunter stehenden Blüten mit Pollen versieht. Befruchtung tritt jedoch außerordentlich selten ein, und reife Früchte pflegen nur in einzelnen Jahren reichlich zur Ausbildung zu kommen. Auch hier hat die Konkurrenz der vegetativen Vermehrung die sexuelle geschädigt.

Auf das eine Staubgefäß folgt ebenfalls in der Mediane nach der Achse zu eine pfriemliche fadenförmige Narbe, die meist bedeutend länger als das Stamen und ihrer ganzen Länge nach mit kurzen walzigen Papillen besetzt ist.

Der Fruchtknoten ist vom Receptaculum eingeschlossen, unterständig und besteht, der Einzahl der Narbe entsprechend, aus einem Karpid. In der inneren oberen Ecke ist ein einziges Ovulum befestigt, das ana- und epitrop seine Raphe nach vorn, also dem Staubblatt zu, kehrt. Das Ovulum ist nackt, wie auch Schacht[2]) und Hofmeister[3]) richtig angeben. Baillon[4]) behauptet dagegen für das Ovulum irrtümlich das Vorhandensein zweier Integumente, Engler[5]) gibt nur ein Integument an, wie dies auch Eichler[6]) nach Schnitzlein[7]) tut.

1) Eichler l. c. p. 466. Fig. 193.

2) Schacht, Entwicklungsgeschichte des Pflanzen-Embryon, p. 170 und Taf. XXV. Fig. 6 u. 7.

3) Hofmeister, Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. p. 603.

4) Baillon l. c. p. 482. Er spricht nicht ausdrücklich von zwei Integumenten, aber er sagt »ses téguments«.

5) Engler l. c. p. 171.

6) Eichler l. c.

7) Schnitzlein, Icones IV. Taf. 266.

Das Diagramm kann dadurch Abänderungen erfahren, daß manchmal die Blüten durch Reduktion diklin werden. So kann man bei *H. vulgaris* L. häufig beobachten, insbesondere in heißen trockenen Sommern[1]), daß die Antheren fehlschlagen, indem sie entweder auf sehr niedriger Entwicklungsstufe stehen bleiben, oder aber überhaupt nicht angelegt werden.

Bei *H. montana* Ledeb. scheint das Fehlschlagen des einen Geschlechts viel häufiger zu sein. Hier kommen auch rein männliche Blüten vor. Bei dieser sehr kleinen Art finden sich neben rein weiblichen rein männliche Exemplare, außerdem aber auch solche, die neben eingeschlechtlichen heramphrodite Blüten, oft in demselben Wirtel, aufweisen. So standen bei einem Exemplar eine weibliche, eine hermaphrodite und eine männliche Blüte neben einander; bemerkenswert ist dabei, daß die letzte offenbar die jüngste war.

Während die weiblichen Blüten meist kein Rudiment des Staubgefäßes besitzen, haben die männlichen noch einen sehr kurzen Fruchtknoten, gleichsam als Sockel für das Staubgefäß, dessen Filament dann meist ganz unverhältnismäßig verlängert ist; das Filament des Staubgefäßes der hermaphroditen Blüten ist dagegen normal, also in kürzerer oder ungefähr gleicher Länge wie die Anthere ausgebildet.

Eine andere Abweichung des Diagramms wird von Baillon[2]) angegeben und gezeichnet, nämlich die Ausbildung einer Blüte von *H. vulgaris* L. mit zwei Staubgefäßen, die transversal vor dem Stigma stehen, eine Erscheinung, die Eichlers theoretische Ergänzung des *Hippuris*-Diagramms[3]) auf das der zweizähligen *Halorrhagis*-Arten eher widerlegt als unterstützt. Über dieses Vorkommen habe ich selbst kein Urteil, da ich derartige Blüten niemals gesehen habe. Die Verwendung dieses Vorkommnisses für den Anschluß von *Hippuris* an die Halorrhagaceen soll unten kritisch betrachtet werden.

B. Morphologische Verhältnisse der Vegetationsorgane und des Blütenstandes.

1. Frucht und Keimpflanze.

Reife Früchte liegen nur von *H. vulgaris* L. vor und sind von *H. montana* Ledeb. auch von anderen nicht beschrieben worden.

Die Frucht von *H. vulgaris* L. ist eine lang-ellipsoidische Nuß mit starker Steinschale, die im Innern den großen axilen Embryo unter einem sehr dünnen nur aus zwei bis drei Zellagen des Nucleus hervorgegangenen Endosperm[4]) birgt. Der Embryo wendet seine beiden großen Kotyledonen nach unten, die lange runde Wurzel nach oben.

---

1) Vgl. auch Schacht l. c. p. 165.

2) Baillon l. c. p. 482 und Fig. 478 auf p. 481.

3) Eichler l. c. p. 466.

4) Schacht l. c. p. 169.

Die Keimung von *H. vulgaris* L. ist besonders von Irmisch[1]) eingehend beschrieben worden, auch bei Schenck[2]) finden sich einige Bemerkungen darüber.

Zuerst tritt die Radicula aus der runden apikalen Öffnung des Samens heraus, während die Kotyledonen noch einige Zeit in der Hülle verbleiben. Sofort nach dem Austreten des hypokotylen Gliedes entwickeln sich an seiner unteren Grenze gegen die kahle Wurzel hin in einem dichten Kranze feine Härchen; zwischen ihnen treten bald ein paar Adventivwurzeln aus. Die Zahl der Blätter des zuerst gebildeten Wirtels ist vorwiegend zwei, doch können auch drei oder vier Blätter auftreten; diese Zahlen sind die Regel für die Blätter der nächsten Wirtel. Meist sind die Blätter der vier untersten Wirtel klein und niederblattartig. In den darauf folgenden Wirteln nähern sie sich dann mehr und mehr der typischen Laubblattform.

Schon aus den Achseln der Keimblätter sprossen Zweige hervor, die zu dem unten zu besprechenden sympodialen Aufbau des Stammes führen. Dicht über der Verbindungsstelle der Kotyledonen entwickeln sich wieder Adventivwurzeln. Kurz darauf beginnt auch schon das Absterben der Hauptwurzel und des hypokotylen Gliedes, die ja wie bei den meisten Wasserpflanzen nur vorübergehende Bedeutung haben.

2. Stamm.

Der Stammaufbau von *Hippuris* ist ein sehr charakteristischer, er stellt ein wickelartiges Sympodium dar[3]). Aus der Achsel eines Tragblattes entsteht ein Spross, der drei chlorophylllose Niederblätter trägt, das erste und dritte nach dem Tragblatte, das zweite nach der Mutterachse zu; während Blatt 2 konstant steril ist, erzeugt Blatt 1 einen Seitenspross, der mit meist zwei lateral gestellten Niederblättern beginnt und nicht zur Weiterentwicklung kommt; Blatt 3 dagegen gibt einem Sproß den Ursprung, der bald die Mutterachse überragt und seitlich verdrängt. Die einzelnen Zweige wurzeln selbst sofort und sind also auch bei Absterben der Mutterachse lebensfähig. Die vier untersten Wirtel haben je drei Niederblätter, der fünfte hat deren schon vier. Von da an nimmt die Zahl der Blätter zu, ihre Breite nimmt entsprechend ab, sie nähern sich allmählich dem Laubblatttypus. Die Hauptachse wendet sich nach oben und erzeugt die bekannten Laubblätter und in ihren Achseln, wenigstens in der mittleren Region, je eine kleine sitzende Blüte. Der untere und obere Teil des Sprosses ist in der Regel steril. Sehr selten findet eine Verzweigung dieses Triebes aus den Achseln untergetauchter Blätter statt.

H. montana Ledeb. zeigt genau die gleichen Verhältnisse.

---

1) Irmisch, Bemerkungen über einige Wassergewächse, in: Bot. Zeit. 1859. p. 353. Anmerk.

2) Schenck, Biologie der Wassergew. p. 144.

3) Vgl. Irmisch l. c. p. 353. Anm. und Wydler, Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse. Flora 1860. p. 235.

3. Blätter.

Die Ausbildung der Blätter von *H. vulgaris* L. ist je nach dem Standort eine sehr wechselnde. Als typisch ist die in Deutschland gemeine schmal-lanzettliche oder linealische Form zu betrachten. Die Blätter stehen hier meist in Wirteln zu sieben bis zwölf, doch kommen auch bis fünfzehn Blätter in einem Quirl vor. Ausnahmsweise soll auch spiralige Blattstellung bei *Hippuris* vorkommen[1]. Da in dem großen von mir untersuchten Material kein einziges Beispiel für diese Abnormität vorhanden war, bin ich nicht in der Lage, darüber ein Urteil abzugeben. Die Blätter sind im Durchschnitt etwa 20 mm lang und 1,5 mm breit.

Daneben kommen, insbesondere in nördlichen Gegenden (Finnland, Labrador, Grönland) Formen vor, bei denen mit abnehmender Zahl der Blätter in den Wirteln die Breite der Blätter außerordentlich zunimmt, so daß verschiedentlich auf derartige Formen hin besondere Spezies, z. B. *H. maritima* Hellen, *H. tetraphylla* L., aufgestellt sind. Im extremsten Falle finden sich nur je vier Blätter zu einem Wirtel vereinigt, ihre Länge ist hier 10, ihre Breite 6 mm. Die Gestalt ist dann breit elliptisch oder verkehrt eiförmig mit kurz und stumpf zugespitztem oder breit abgerundetem Scheitel. Da reichlich Übergänge zwischen all diesen Formen vorhanden sind, weitere morphologische Unterschiede jedoch fehlen, so ist eine Teilung von *H. vulgaris* L. in verschiedene Spezies nicht angebracht.

In wieder anderen Gegenden, vor allen in einigen südlichen Teilen Deutschlands und in Frankreich, kommen häufig Exemplare vor, die in tiefem Wasser ihre Blätter stark modifizieren, indem sie dieselben zu außerordentlich langen und dünnen linealischen Bändern entwickeln, die bis 8 cm Länge erreichen können. Gelangen solche Pflanzen an die Oberfläche des Wassers, so entwickeln sie alsbald die typische Blattform, zeigen also, daß sie nur durch das umgebende Medium zu diesen aberranten Bildungen veranlaßt sind[2]. Da diese Erscheinung durchaus nicht in allen Gegenden, wo *H. vulgaris* gemein ist, vorkommt, auch wenn die Bedingungen dazu gegeben sind, so dürfte es sich um eine besondere lokale Rasse handeln, die die Fähigkeit erworben hat, sich den veränderten Vegetationsbedingungen anzupassen.

Wo typische Laubblätter submers sind, kann man sie stets an ihrer Stellung zur Achse erkennen: sie sind zurückgeschlagen und nach unten gerichtet, während die Luftblätter wagerecht oder im Bogen von der Achse abstehen.

---

1) Turnbull, Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh. Vol. XX. 1896. p. 221.

2) Vgl. Constantin l. c. p. 112—113.
Schenck, Biol. d. Wassergew. p. 30.
Goebel, Pflanzenbiol. Schild. II. Teil. 2. Lief. p. 302.

Weder Blattstiel noch Anhangsorgane desselben, Stipulae oder Ligulae, sind jemals vorhanden.

Besonders differenzierte Niederblätter finden sich bei *Hippuris* nicht; nur die untersten Wirtel der Laubblätter haben, wie oben ausgeführt, einen niederblattartigen Habitus.

II. Anatomische Charaktere der Hippuridaceae.

Die anatomischen Familiencharaktere der Hippuridaceen stellen sich wie folgt dar:

Abgesehen von den typisch vorhandenen einfachen Gefäßdurchbrechungen und Schildhaaren, welche auf einer einzigen Basalzelle fast köpfchenförmig ausgebreitet eine gewölbte Scheibe von radial geteilten und radial gestreckten, dünnwandigen Zellen tragen, sind sämtliche Charaktere der Hippuridaceen negativ. Diese Schildhaare erleiden, soweit sie in den Blattachseln stehen, durch den Druck des Blattes im Knospenzustand eine Modifikation in der Weise, daß die Zellen der Scheibe nicht ausgebreitet sind, sondern aufrecht stehen[1]).

Hippuris maritima Hellen soll sich durch ungeteilte Strahlenzellen von *H. vulgaris* L., unterscheiden, doch ist das nicht der Fall; ungeteilte Zellen der Trichomscheibe habe ich auch bei typischen Exemplaren von *H. vulgaris* L. gefunden, so daß auch dieses Merkmal nicht für die spezifische Unterscheidung der *H. maritima* Hellen von *H. vulgaris* L. herangezogen werden kann.

Insbesondere sei aufs schärfste betont, daß oxalsaurer Kalk vollkommen fehlt. Die ausgebreitetsten Untersuchungen haben in dieser Beziehung stattgefunden, weil der Mangel der Drusen von oxalsaurem Kalk bei den Hippuridaceen ein gewichtiges Merkmal gegenüber den Halorrhagaceen ist. Zu dem gleichen Resultat bezüglich dieses Vorkommens ist Parmentier[2]) gelangt.

Ferner fehlt den Hippuridaceen intraxyläres Phloem, innere Sekretorgane und ein besonderer Spaltöffnungstypus. Das Intercellularsystem, welches in der Rinde entwickelt ist, hat, da es sich um typische Wasserpflanzen handelt, nichts besonderes, doch sei darauf hingewiesen, daß die Mehrschichtigkeit der Intercellularräume die Hippuridaceen von sämtlichen Halorrhagaceen, mit Ausnahme von *Hal. salsoloides* Benth., unterscheidet.

Auf Zellkernkristalloide in Blatt- und Stengelepidermis von *Hippuris vulgaris* L. wurde von Zimmermann hingewiesen. Ich selbst habe dies

---

1) Rauter, Zur Entwicklungsgeschichte einiger Trichome. Taf. I. Fig. 27—41. p. 6—7, in: Denkschr. d. Math.-naturw. Klasse d. K. Akademie Wien. XXXI. 1872.

2) Parmentier l. c. p. 101.

Vorkommen nicht kontrolliert und insbesondere keine weiteren Studien über die Verbreitung dieses Charakters angestellt.

Die Differenzierung des Mesophylls der Hippuridaceen ist ebenso wie bei den Halorrhagaceen eine sehr geringe, Pallisadengewebe ist auch andeutungsweise nicht entwickelt. In allen Blättern treten größere oder kleinere Lufträume auf.

Die untergetauchten langen, bandförmigen Blätter zeichnen sich dadurch aus, daß bei ihnen zwischen den Epidermen nur eine einzige oder seltener zwei Lagen größerer Zellen liegen.

3. Abschnitt: Die Abtrennung der Hippuridaceae von den Halorrhagaceae.

Bei Würdigung der in den beiden vorstehenden Hauptkapiteln dargestellten morphologischen und anatomischen Charaktere der beiden Familien kann es keinem Zweifel unterliegen, daß dieselben heterogen sind und in keiner Weise mit einander vereinigt werden können. Vom morphologischen Aufbau an, welcher bei den *Halorrhagaceae*, abgesehen von geringer und durch die besonderen Wuchsverhältnisse der rosettenbildenden *Gunnera*-Arten hervorgerufenen Andeutung sympodialen Wuchses, stets monopodial ist und in schärfstem Gegensatz zu dem typisch sympodialen Wickelaufbau der *Hippuridaceae* steht, über die Blütenstände, welche bei den *Halorrhagaceae* selbst im einfachsten Fall auf Dichasien in den Achseln der Brakteen zurückgeführt werden können, während bei den *Hippuridaceae* stets Einzelblüten in den Achseln der Tragblätter stehen, bis zu den Blüten und dem Anschlußdiagramm derselben sind keinerlei übereinstimmende Punkte in der gesamten Morphologie der *Halorrhagaceae* und *Hippuridaceae* zu finden.

Nur der allgemeine Habitus ist es, welcher die Luftsprosse mehrerer *Myriophyllum*-Arten den Sprossen von *Hippuris* annähert und zur Vereinigung der beiden Familien geführt hat. Sobald schärfer auf die Charaktere eingegangen wird, bleiben als gemeinsame Punkte nur solche Eigenschaften übrig, welche die Wasserpflanzen in ihrer Gesamtheit und als biologische Gruppe definieren.

Insbesondere läßt sich das Anschlußdiagramm und Blütendiagramm von *Hippuris* in keiner Weise in Übereinstimmung bringen mit demjenigen der *Halorrhagaceae*, auch nicht dem der *Gunnereae*. Während bei letzteren Vorblätter stets vorhanden oder nach der Stellung der Kelchblätter mit Sicherheit zu ergänzen sind, fehlen dieselben bei den *Hippuridaceae* völlig. Die Abteilung des Kelchsaumes von *Hippuris* in zwei Kelchblätter, wie sie Eichler[1]) vornimmt, ist eine gänzlich willkürliche. Mit demselben

---

1) Eichler l. c. p. 466.

Recht könnten vier Zipfel angenommen werden, wie das Baillon[1]) tut, oder gar acht, wie dies bei Schnitzlein[2]) der Fall ist. Der Augenschein sämtlicher von mir untersuchter Blüten zeigte den Kelchsaum als einen undifferenzierten, insbesondere nicht in bestimmte Abteilungen auch nur andeutungsweise zerlegten, schmalsten Saum; Auftreibungen desselben rühren von den stark entwickelten Basalteilen von Staubgefäß und Narbe her und können nicht als Blattabteilungen angesehen werden. Überall, wo das Staubgefäß fehlt, sind sie nicht vorhanden.

Ist schon die Zahl der Kelchblätter, welche anzunehmen ist, eine durchaus zweifelhafte, so ist es noch weniger klar, wie in dem Diagramm der *Hippuridaceae* Kronblätter ergänzt resp. eingefügt werden sollen. Dies geschieht transversal zu den schon hypothetisch angenommenen Abschnitten des Kelchsaumes, um eine Übereinstimmung mit den zweizähligen *Halorrhagis*-Arten zu erzielen. Nirgends sind auch nur Andeutungen einer Krone vorhanden, so daß eine Einfügung derselben völlig willkürlich ist. Ebenso willkürlich ist die Einfügung eines zweiten, serial gestellten Staubgefäßes. Baillon behauptet zwar, wie oben bereits gesagt, ein zweites Stamen gesehen zu haben. Allein das Staubgefäß, das Baillon beschreibt, steht gar nicht serial, sondern steht transversal. Das normale Staubgefäß von *Hippuris* steht der Achse abgewandt nach vorn. Dies zweite Staubgefäß müßte, wenn die Eichlersche Deutung[3]) des zweiten Staubgefäßes als Ergänzung eines dem vorhandenen gegenüberstehenden ausgefallenen (so daß dadurch ein zweizähliger Kreis entstünde) richtig wäre, nach hinten, also nach der Achse zu fallen. In Wirklichkeit tut es dies aber nach Baillons Abbildung nicht, sondern die beiden Staubgefäße stehen transversal neben einander vor dem Stigma. Aus Baillons Zeichnung geht eher hervor, daß es sich um eine einfache Spaltung des einen Staubgefäßes handelt, daß man also diesem Vorkommen kaum irgend eine systematische oder morphologische Bedeutung zuschreiben kann. Eine neue Untersuchung des Baillonschen Befundes von morphologischen Gesichtspunkten aus wird dringend notwendig sein, wenn sich zufällig wieder einmal eine *Hippuris*-Blüte mit zwei Staubgefäßen irgendwo auffinden läßt.

So läßt sich unter keinen Umständen, auch nicht mit Hilfe der von Eichler gewollten Einschiebungen, das *Hippuris*-Diagramm an die zweizähligen *Halorrhagis*-Formen (*Meionectes*) anschließen. Stets wird die Haplostemonie der Hippuridaceen bestehen bleiben und diese Familie von den typisch obdiplostemonen Halorrhagaceen unterscheiden, während die *Gunnereae* von den letzteren tatsächlich abgeleitet werden können.

Auch die Frage, ob die Hippuridaceen diagrammatisch an die an sich

---

1) Baillon l. c. p. 482.

2) Schnitzlein l. c. Taf. 266. Fig. 27.

3) Eichler l. c. p. 466. Anm.

schon reduzierten Gunnereen angeschlossen werden können, muß verneinend beantwortet werden. Es müßte in diesem Falle gerade der Ausfall derjenigen Blütenkreise angenommen werden, welche bei den Gunnereen entwickelt sind, während diejenigen entwickelt wären, welche bei den Gunnereen fehlen. Dies würde die natürlichen Verhältnisse auf den Kopf stellen.

Auch das Ovar der *Hippuridaceae* läßt sich nicht mit demjenigen der *Halorrhagaceae* vereinigen. Während bei dieser Familie stets mehrere Karpide, bei *Gunnera* noch zwei, vorhanden sind, liegt bei *Hippuris* stets nur ein Karpid und eine Narbe vor. Die Angabe von KELLERMANN und JONAS, daß auch bei *Gunnera* nur ein Karpid und eine zweischenkelige Narbe angelegt sei, wurde oben bestritten.

Die Trennung der *Hippuridaceae* und *Halorrhagaceae* ist auch insofern eine natürliche, als die letzteren ohne Zweifel eine antarktische Familie darstellen, wenn auch einige Ausläufer derselben in ihrer Eigenschaft als Wasserpflanzen sich bis in die gemäßigte Region der nördlichen Halbkugel verbreitet haben.

Die *Hippuridaceae* dagegen sind eine typisch arktische Familie uud kommen nur auf der nördlichen Halbkugel vor.

Die Verwandtschaft der Hippuridaceen ist von mir gegenwärtig nicht genauer zu bestimmen; mit den Callitrichaceen haben sie jedenfalls kaum etwas zu tun, eher dürften sie nach den Santalaceen hin im natürlichen System angeschlossen werden.

Die Halorrhagaceen dagegen stehen, als den Oenotheraceen nächst verwandt, wesentlich durch anatomische Merkmale (fehlendes intraxyläres Phloem, fehlende Raphiden), sowie durch die eineiigen Karpelle und das reichliche Endosperm verschieden, am richtigen Platz im natürlichen System. Die Menge des Endosperms nähert sie den Umbellifloren derart, daß die Halorrhagaceen als Bindeglied zwischen den Oenotheraceen (*Myrtiflorae*) und den Cornaceen (*Umbelliflorae*) anzusehen sind.

Anmerkung: Erst nach Schluß meiner Arbeit wurde ich durch Referat im Botanischen Zentralblatt Jahrg. 1904 Nr. 13 (5. April 1904) mit einer Arbeit von J. C. SCHOUTE, Die Stelärtheorie (Diss. Groningen, 1902), bekannt. Aus diesem von SCHOUTE selbst geschriebenen Referat geht hervor, daß der Verfasser schon damals betreffs der Würdigung der Polystelie im Gegensatz zu VAN TIEGHEM zu ähnlichen Resultaten gekommen ist, wie ich sie in der vorliegenden Arbeit dargestellt habe.

Ich bin dem Herrn Professor Dr. C. MEZ in Halle (Saale), durch dessen Bemühungen ich das Material zu meinen Untersuchungen erhielt, und unter dessen Augen und steter Leitung die vorstehende Arbeit entstand, zu großem Danke verpflichtet.